Pr 6118

ISSN 0753-4973

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY

June 2000

Volume 17, N°s 3-4

- 3 JUIL. 2000

Source : MNHN, Paris

ISSCA

International Society for the Study and Conservation of Amphibians

(International Society of Batrachology)

SEAT

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France. – Tel.: (33).(0)1.40.79.34.87. – Fax: (33).(0)1.40.79.34.88. – E-mail: dubois@mnhn.fr.

BOARD

President: W. Ronald Heyer (Washington, USA).
General Secretary: Alain Dubois (Paris, France).
Treasurer: Jean-Louis Deniaud (Paris, France).
Councillors: Britta Grillitsch (Wien, Austria); Rafael De Sá (Richmond, USA); C. Kenneth Dodd, Jr. (Gainesville, USA); Julio Mario Hoyos (Bogotá, Colombia); Jon Loman (Lund, Sweden); Annemarie Ohler (Paris, France); Alain Pagano (Angers, France); Stephen J. Richards (Townsville, Autralia).

TARIFF FOR 2000

INDIVIDUALS

Regular 2000 subscription to *Alytes* (volume **18**) + ISSCA + *Circalytes*	300 FF / 60 $
Student 2000 subscription to *Alytes* (volume **18**) + ISSCA + *Circalytes*	150 FF / 30 $
Special offer: gift half-price subscription of one year for a colleague of your choice	**Half of price above**
Regular 2000 subscription to *Alytes* (volume **18**) alone	280 FF / 56 $
Student 2000 subscription to *Alytes* (volume **18**) alone	140 FF / 28 $
Back issues of *Alytes*: any single issue	70 FF / 14 $
Back issues of *Alytes*: any complete volume (4 issues)	225 FF / 45 $
Back issues of *Alytes*: complete set of volumes **1** to **17** (1982-2000)	3060 FF / 612 $
Regular five-year (2000-2004, volumes **18** to **22**) individual subscription to *Alytes*	1120 FF / 224 $
Regular five-year (2000-2004, volumes **18** to **22**) individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes*	1500 FF / 300 $
Special offer: five-year (2000-2004, volumes **18** to **22**) individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes*, with complete set of back issues of *Alytes* (1982-2000, volumes **1** to **17**)	3500 FF / 700 $
Life individual subscription to *Alytes* from 2000 on	5600 FF / 1120 $
Life individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes* from 2000 on	7000 FF / 1400 $
Patron individual subscription to *Alytes* from 2000 on	11200 FF / 2240 $ **or more**
Patron individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes* from 2000 on:	14000 FF / 2800 $ **or more**

Important notice: from 1996 on, any new life or patron individual subscriber to *Alytes* is offered a free complete collection of back issues of *Alytes* from the first issue (February 1982) until the start of her/his subscription.

INSTITUTIONS

2000 subscription to *Alytes* (volume **18**) alone	560 FF / 112 $
2000 subscription to *Alytes* (volume **18**) + ISSCA + *Circalytes*	600 FF / 120 $
Back issues of *Alytes*: any single issue	140 FF / 28 $
Back issues of *Alytes*: any complete volume (4 issues)	450 FF / 90 $
Back issues of *Alytes*: complete set volumes **1** to **17**	6120 FF / 1224 $
Special offer: five-year (2000-2004, volumes **18** to **22**) subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes*, with complete set of back issues of *Alytes* (1982-2000, volumes **1** to **17**)	3500 FF / 700 $

Circalytes is the internal information bulletin of ISSCA. Back issues of this bulletin are also available: prices can be provided upon request by our Secretariat.

MODES OF PAYMENT

– In French Francs, by cheques **drawn on a French bank** payable to "ISSCA", sent to our secretariat (address above).
– In French Francs, by direct postal transfer to our postal account: "ISSCA", Nr. 1-398-91 L, Paris; **if you use this mode of payment, add 15 FF to your payment for postal charges at our end.**
– In US Dollars, by cheques payable to "ISSCA", sent to our secretariat (address above).

Source : MNHN, Paris

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY

June 2000 Volume 17, N°s 3-4

Alytes, 2000, **17** (3-4): 101-113.

Burrowing behavior of the midwife toads *Alytes cisternasii* and *Alytes obstetricans* (Anura, Discoglossidae)

Lauren E. BROWN* & Eduardo G. CRESPO**

* Department of Biological Sciences, Illinois State University, Campus Box 4120, Normal, Illinois 61790-4120, USA

** Departamento de Zoologia e Antropologia, Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa, Edificio C2, Campo Grande, 1700 Lisboa, Portugal

The European midwife toads *Alytes cisternasii* and *Alytes obstetricans* are fossorial anurans that primarily use their forelimbs in burrowing. The maneuverings are quite dexterous and the forelimbs are used alternately or sometimes synchronously. The fingers (particularly III and IV) are oriented downward and scraped into the substrate. Occasionally the head is pushed into the substrate or acts in a scoop-like manner. The toads construct a system of tunnels and cavities underground. They do push-ups packing the substrate against the top of the tunnel with their head. The toads also vocalize and form aggregations (2-5 individuals) underground suggesting social interactions. The two species are quite similar in motor patterns of forward burrowing. However, *A. cisternasii* makes minimal use of its hind limbs (only for bracing), whereas *A. obstetricans* actively uses its hind limbs to kick soil posteriorly that was brought to the surface by the forelimbs. Also, *A. cisternasii* is a rapid, efficient forward burrower that is highly fossorial, whereas *A. obstetricans* is a reluctant forward burrower that lingers on the surface and prefers pre-existing holes. Differences in burrowing behavior of the two species are correlated with differences in morphology and habitats occupied. In four instances in which the burrowing of male *A. obstetricans* carrying eggs was studied, no differences were observed in motor patterns from other adults not carrying eggs. Kicking of the hind legs was carried out in a manner that assured the egg masses were not damaged. It is probable that the main reason forward burrowing evolved in *Alytes* was to assure subsurface concealment because of the involvement of the male's hind limbs in parental care.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum

3 3001 00113127 Source : MNHN, Paris

Introduction

Over the past 40 years a vast amount of information has been gathered on the reproductive biology of anurans. Most of these data were obtained during the breeding season which represents only a small (although extremely important) portion of the life cycle. Little is known about the ecology and behavior of many species during other periods of the life cycle when the animals tend to be more secretive. This is particularly true for the many fossorial species that disappear from view and are thus extremely difficult to study.

The fossorial behavior and ecology of the chorus frogs *Pseudacris ornata* (Holbrook, 1836) and *Pseudacris streckeri illinoensis* Smith, 1951 of North America were investigated by Brown et al. (1972), Axtell & Haskell (1977), Brown (1978), Brown & Means (1984), Brown & Rose (1988), Tucker et al. (1995) and Brown & Cima (1998). These species are highly unusual in that they use their forelimbs in forward burrowing, whereas the vast majority of other fossorial anurans burrow backwards with their hind limbs.

Two other species known to burrow with their forelimbs are the midwife toads *Alytes cisternasii* Boscá, 1879 (fig. 1) from the Iberian Peninsula and *Alytes obstetricans* (Laurenti, 1768) (fig. 2) of western Europe (Boulenger, 1896; Schreiber, 1912; Hellmich, 1962; Arnold & Burton, 1978). Although there has been considerable research on the courtship and reproduction of these toads, particularly in the last 15 years, little is known about their burrowing behavior. The morphological adaptations of the forelimb and anterior portion of the body for burrowing (Crespo, 1979, 1982*a-b*; Sanchiz, 1984; Brito-e-Abreu et al., 1996), preliminary behavioral observations (Crespo, 1981) and the well-known male parental care in which the eggs are wrapped around the hind legs (Boulenger, 1896; Schreiber, 1912; De Witte, 1948; Marquez & Verrell, 1991; Nöllert & Nöllert, 1992) suggest that the method(s) of burrowing would be of considerable interest. Thus, the objective of this study was to carry out a detailed investigation of the burrowing behavior of *A. cisternasii* and *A. obstetricans*.

Materials and methods

Ten *A. cisternasii* and eight *A. obstetricans* were collected from Portalegre (Province of Alto Alentejo, Portugal) and Gerês (Province of Minho, Portugal), respectively, under a collection permit given by Serviço Nacional de Parques Reservas e Conservação da Natureza (currently Instituto de Conservação da Natureza) to EGC. These specimens were sent by air to Illinois State University, Normal, Illinois, USA. All animals arrived alive and in good health.

Each species was housed separately in 75.7 liter aquaria (61.5 cm long, 31.5 cm wide, 41.5 cm high). The aquaria were filled to a depth of 15 cm with sand of the Plainfield-Bloomfield Association (Calsyn, 1995) from an undisturbed area of Sand Ridge State Forest in northern Mason County, Illinois. Water was periodically sprinkled on the sand to keep it slightly moist. A finger bowl (5.5 cm high, 12.0 cm diameter) partially filled with water (changed daily) was placed on the surface of the sand in each aquarium. Ambient temperature was a constant

Source : MNHN, Paris

Fig. 1. – Male Iberian midwife toad (*Alytes cisternasii*) carrying eggs (Portalegre, Province of Alto Alentejo, Portugal, 1997).

Fig. 2. – Male midwife toad (*Alytes obstetricans*) carrying eggs (Gerês, Province of Minho, Portugal, 1988).

Source : MNHN, Paris

25°C. The photoperiod was 8.5 h light/15.5 h dark. Illumination was provided by white fluorescent ceiling lights. Mealworms were fed ad libitum in the lower half of a petri plate. Feces and any dead mealworms were removed when evident.

Behavioral observations were made on 64 dates over a 169-day period (25 April through 10 October). Durations of observations ranged from a few minutes for incidental observations to 5-6 hours for structured observations. Sometimes two or more sessions were carried out during a given 24 h period. Observations were made under six different conditions. First, incidental observations were made on *Alytes* in their holding aquaria (both on the surface and when buried underneath sand, as viewed through the glass). Second, for formal observations, specimens were individually placed in an aquarium of the same dimensions and sand depth as the holding aquaria. Brown paper was taped on three sides of this aquarium, and a V-shaped viewing hood was attached to the fourth (long) side. It soon became evident (from the heretofore mentioned incidental observations) that the *Alytes* seemed unaffected by the human observer. Thus, the hood was removed to facilitate observer visibility. The sand surface was leveled before each animal was tested. Burrowing was timed with a stopwatch. After initial observations were completed, a flat rock was placed on the sand surface to observe the reactions of each *Alytes*. A small red light mounted 1 m over the aquarium facilitated nocturnal observations. Third, a video camera was mounted above each of the aforementioned aquaria. The camera was wired to a monitor in a distant location of the laboratory for remote viewing. Fourth, subterranean burrowing was observed in the giant "ant farm" apparatus utilized by Brown & Means (1984) to study *P. ornata*. This chamber has a plate glass front and stainless steel plate back. The chamber is 91.2 cm long and 57.5 cm high. Grooves in the side boards supporting the steel plate back allow the depth of the chamber to be adjusted according to the width of the anuran. A plywood hood around the front of the chamber partially shades the viewing area and prevents disturbance of burrowing frogs. The chamber was filled with slightly moistened sand and *Alytes* were placed on the surface. Fifth, burrowing was viewed ventrally through the glass bottom of a smaller aquarium (36.0 cm long, 21.5 cm wide, 26.0 cm high) with only 2.5 cm of sand on the bottom. The ends of the aquarium were mounted on pedestals and LEB laid on his back on the lab table with his head underneath the aquarium. A small microscope lamp aided the observation of the *Alytes* as they moved their forehands against the glass aquarium bottom. An assistant observed the *Alytes* on the surface and alerted LEB as to direction and progress in burrowing. Sixth, juvenile *A. obstetricans* were studied during metamorphosis. Adult males carried eggs four times (one was a double clutch from more than one female) during this study. After a period of care, the eggs were released by the males in the finger bowl in the aquarium. Eggs and newly hatched tadpoles were transferred to other aquaria for rearing. Tadpoles were fed Tetramin. Water level was maintained at a depth of ca. 5 cm. With the approach of metamorphosis, one end of the aquarium was elevated and sand was placed above the water line.

Nocturnal surface emergence was determined by: (1) direct observation; (2) disturbance of the sand surface (which was leveled every day by LEB); (3) deposition of sand into the finger bowl and petri plate (which were cleaned every day); (4) consumption of mealworms; (5) presence of feces on the surface.

Source : MNHN, Paris

RESULTS

ALYTES CISTERNASII

Preburrowing patterns

When *A. cisternasii* were placed on the surface of the sand they sometimes initiated burrowing immediately. More commonly they first crawled a short distance and/or took one or a few hops. Often the toad lowered the anterior portion of the head at an angle to the sand surface and moved forward, plowing a short furrow (ca. 2-4 cm). From 1-3 furrows were plowed before initiation of burrowing. Presumably this functioned to test the friability of the substrate for selection of a suitable site for digging. Sometimes the head was lowered but no furrow was produced during forward movement.

Burrowing behavior

Burrowing was initiated by simultaneously lowering the anterior end of the head (if not already in that position from plowing) and rapidly digging a hole with the forelimbs. One to several strokes were made with one forelimb before changing to the other forelimb. Occasionally both forelimbs were used at the same time. The dexterous maneuverings of the forelimbs were anterior to posterior in direction and variably moved laterally or sometimes ventrally in an arc-like manner. The head was often pushed into the sand and thus complemented the action of the forelimbs. Sometimes the head scooped away sand. The eyes were partially withdrawn into the orbits during these maneuvers. There were frequent short pauses in digging during which the toad sometimes wiped sand off its eyes and peered up over the substrate. Rapid gular movements indicated heavy respiration. Mean time for burrowing (from initiation until entirely covered with sand) was 83.8 s (range: 38.3-166.7, $n = 10$).

When viewed ventrally, the ends of the two outer fingers (III and IV) were oriented downward and scraped into the sand (and glass bottom of the aquarium). The tips of these fingers are heavily keratinized and darkened (CRESPO, 1982*b*; fig. 3). As the hand reached forward, the fingers were spread apart; as the hand moved backwards, the fingers were brought closer together and curled inwards. The first and second fingers did not make initial contact with the glass bottom of the aquarium. The keratinized palmar (metacarpal) tubercles (fig. 3) rarely touched the glass. When at rest, the hands were held against the sides or underneath the pectoral region.

The hind limbs were not used in digging. They were often passively folded in the same manner as when sitting, even when the posterior end of the body was tilted upward during forward burrowing. Sometimes one or both hind limbs were extended posteriorly for bracing. Occasionally they slipped from this position giving the impression that sand was being kicked posteriorly, but this did not seem to be an intentional movement by the toad.

When the rock was placed on the sand, the toads often oriented toward it and burrowed next to it. Under natural conditions, such a location might offer advantages such as protection from predators, more moisture, and possibly easier digging.

Source : MNHN, Paris

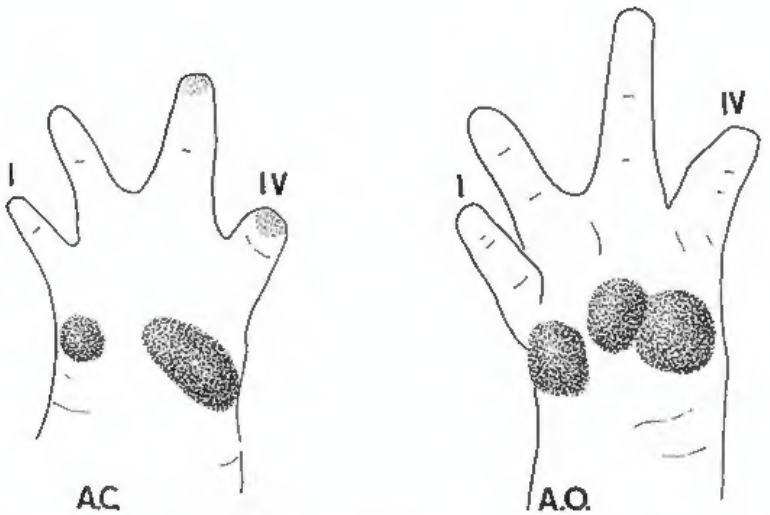


Fig. 3. – Ventral views of left hands of midwife toads. A. C., *Alytes cisternasii*; A. O., *Alytes obstetricans*. Stippling indicates keratinization. The large keratinized structures at the base of the hands are palmar (metacarpal) tubercles. Note keratinization at the ends of digits III and IV of *A. cisternasii*. Drawings modified from CRESPO (1982*b*).

The angle of burrowing was highly variable: from straight downward perpendicular to the surface, to nearly parallel to the surface, or at any angle in between. Furthermore, the toads often made abrupt changes in direction that differed markedly from the originally chosen course (particularly when they encountered the glass side of the aquarium). On some occasions, toads were even observed burrowing while upside down (venter oriented upward).

Subterranean activities

When burrowing was viewed in the "ant farm" apparatus, the patterns were much the same as when viewed on the surface: forelimbs alternately removed sand in front of the animal and the head was butted into the sand. Usually there was bracing with the hind limbs. Another behavior not heretofore seen on the surface was the use of the forelimbs to secondarily move sand along the sides of the body.

In the holding aquarium, the toads constructed a system of tunnels and cavities. Through the sides of the aquarium and in the "ant farm" apparatus, the toads were often seen doing push-ups, packing the sand against the top of the tunnel. When the toads were removed from underneath the sand, there was usually sand caked on top of the snout and/or head. The tunnels/cavities were stabilized somewhat by this behavior, although these structures were temporary because of the extensive subterranean movements of the toads.

When toads were removed from underneath the sand in the holding aquarium, they were often found in clusters of 2-3 individuals, suggesting attraction to one another and social interactions. The toads also diurnally vocalized underground (although infrequently) during the first month in the laboratory.

Source : MNHN, Paris

Nocturnal activity

During diurnal hours, *A. cisternasii* remained buried under sand. However, toads were frequently directly observed on the surface at night. On other nights when observation was not undertaken, nocturnal surface activities of the toads were evident the following morning by: (1) new holes in the sand surface; (2) small new mounds of sand on the surface; (3) sand deposited in the water of the finger bowl; (4) sand deposited in the petri plate used to feed mealworms; (5) consumption of all or most of the mealworms; (6) feces on the sand surface. Besides feeding and hydration, surface activities included digging, defecating and exploration. Surface activity was considerably reduced after one month in the laboratory.

ALYTES OBSTETRICANS

Preburrowing patterns

Prior to burrowing, *A. obstetricans* usually took a few hops and/or crawled forward. Only rarely was a furrow plowed with the head (which was typical behavior for *A. cisternasii*). Toads moved toward and into any pre-existing holes that were present in the surface (which was often the case in the holding aquarium).

Burrowing behavior

The motor patterns of the forelimbs and head of *A. obstetricans* were basically similar to those of *A. cisternasii*. However, the head was used to only a limited extent in surface burrowing by *A. obstetricans*. Furthermore, the hind limbs played a major role in assisting forward burrowing by kicking sand posteriorly after it was brought to the surface by the forelimbs. The animals were never observed to burrow backward (although SCHREIBER, 1912, indicated that the hind limbs are occasionally used for digging). *Alytes obstetricans* was also a slow burrower. There were long pauses between bouts of digging, and often a toad abandoned one site and moved to another location. Individuals often remained on the surface for an hour or more. Thus, timing the digging behavior was not feasible. Toads preferred to use existing holes, if available.

When viewed ventrally through the glass-bottomed aquarium, the fingers were used to scrape away sand, but progress was quite slow. When the rock was placed on the sand surface, the toads often moved toward it and started burrowing. However, they frequently stopped and relocated to another area.

Burrowing by males carrying eggs

Burrowing of four male *A. obstetricans* carrying eggs was studied. No differences were observed in motor patterns of these males and other adults not carrying eggs. The egg masses extended beyond the posterior edge of the hind limbs when the toads were at rest and the legs were folded in normal sitting position. When the males kicked sand with the hind limbs, the eggs were not dislodged because (1) the egg mass was attached in the distal one-half of the tibiofibula area, and (2) the plantar-digital area of the foot was used to kick sand. Males

Source : MNHN, Paris

kicked with one foot or both feet at the same time with no apparent disruption of the egg mass.

Subterranean activities

The motor patterns for subterranean digging were the same as those used on the surface. Push-ups were also utilized to aid in the construction of numerous tunnels and cavities. Thus, sand was often caked to the top of the head when animals were removed from underneath sand of their holding aquarium. The tunnels were mostly temporary.

Alytes obstetricans also constructed shallow holes. When the toads entered these cavities, they turned around and faced the opening. The anterior end of the head was positioned just behind the upper lip of the slanted cavity. Under natural circumstances, this position would still provide concealment, but would allow the animal to make a sudden exit to pursue passing prey or a potential mate.

Aggregations of 2-5 toads were encountered when animals were removed from the sand of the holding aquarium, implying mutual attraction or social interactions. Extensive subterranean vocalizations were produced during diurnal hours throughout most of the period of this study.

Nocturnal activity

Alytes obstetricans remained buried under sand during the day but exhibited nocturnal surface activity. This was evident by direct observation and indirectly by characteristics of the holding aquarium delineated for *A. cisternasii*. Surface behaviors included feeding, hydration, exploration, digging, defecating, frequent entering and exiting from pre-existing holes, vocalizing, courtship, and release of eggs into the finger bowl by parental males. Nocturnal activities were extensive and long-term, lasting throughout the study. The same activity cycles were followed by males carrying eggs: they remained buried during the day and emerged at night.

Burrowing by juveniles

Cavities were constructed by numerous metamorphosing juveniles. The forelimbs of these animals had protruded, the hind limbs were enlarged, and they still retained most of the tail. They were equivalent to developmental stages 42 and 43 of Gosner (1960). The small cavities were dug in the sloping sand a short distance above the edge of the water. The juveniles sat in these cavities each with its head facing outwards toward the opening and with most of its body concealed. The tail was wrapped around the side of the body. Some juveniles sought cover under a nearby stone. Under natural conditions this behavior would provide juveniles with some protection from predators at this vulnerable stage in their life history.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

The two species of *Alytes* are similar in their motor patterns of forward burrowing, but they differ in two important ways. First, *A. cisternasii* makes minimal use of the hind limbs; they are either passively folded in the sitting position or used for bracing. In contrast, *A. obstetricans* actively uses the hind limbs to kick sand posteriorly that was brought to the surface by the forelimbs. Second, *A. cisternasii* is a rapid, efficient forward burrower that is highly fossorial in habits. Conversely, *A. obstetricans* is a reluctant forward burrower that lingers on the surface and prefers to use pre-existing holes. Natural history notes also indicate *A. obstetricans* has a predilection for small mammal holes and crevices under stones or elsewhere (BOULENGER, 1896, DE WITTE, 1948; PASTEUR & BONS, 1959).

Of the two species under study, a greater osteo-myological specialization for burrowing is evident in the anterior portion of the body of *A. cisternasii* (forelimbs, hands, pectoral girdle, second-fourth presacral vertebrae, associated musculature; CRESPO, 1982*b*). This greater specialization is related to its adaptation to the warmer and drier Mediterranean environments which are typical of the southwestern Iberian Peninsula. These environments also show little variability, i.e., they are topographically more flat and open. Natural refuges are scarce, and the sandy soils are easy to dig into because they are quite friable. In contrast, *A. obstetricans* has a wider distribution covering areas with greater topographic relief. Many soil types are present and they are frequently firm. Thus, the soils often cannot be as easily penetrated by a burrowing anuran. An abundance of natural refuges occurs in these environments. Thus, the different burrowing behaviors and morphologies of the two species of *Alytes* are correlated with their environments.

Forward burrowing may have evolved in *Alytes* to assure subsurface concealment because of the involvement of the male's hind limbs in parental care. Observations indicate that the egg mass is not damaged by being covered with sand, nor by the thrusting movements of the hind limbs that are used to remove sand brought by the forelimbs to the surface. However, if the male were to burrow backwards, the egg mass might be loosened from the hind limbs, and the eggs could suffer abrasion/damage from the substrate. (The egg mass is covered with loose sand when forward burrowing is employed.) Furthermore, it would probably be difficult for a male to maneuver his hind limbs in such a manner to effectively dig a burrow large enough to accommodate the enlarged egg mass. A backward burrowing male would be apt to encounter difficulties negotiating around a buried object (e.g., stone) in his path. KROGH (1991), working in LEB's laboratory, compared the two species of *Alytes* with the backward burrowing *Bufo americanus* Holbrook, 1836 in regard to their ability to deal with buried obstacles (golf balls). *Bufo americanus* usually stopped burrowing when the obstacle was encountered. Some individuals tried to change direction, but they lacked the dexterity in their hind limbs to move around the obstacle. In contrast, *Alytes* simply burrowed forward in the direction that offered the least resistance, thereby successfully negotiating the buried golf balls. MENZIES & TYLER (1977) suggested that buried root mats, stones, compressed rotten vegetation, and other impedimenta would block hind limb burrowers, and this was the probable selective pressure for the evolution of forward burrowing in the microhylid frogs they studied in Papua New Guinea. EMERSON (1976) reported that headfirst burrowing by *Hemisus marmoratus* (Peters, 1854) was used for tunnel construction and that hind limb

Source : MNHN, Paris

burrowing is an inefficient mechanism for constructing horizontal tunnels. WAGER (1965) mentioned the construction of underground cavities for deposition of the egg mass by both *Hemisus guttatus* (Rapp, 1842) and *H. marmoratus*. Forward burrowing would be an advantage for such activities. The extensive tunneling as well as subterranean aggregative behavior by *Alytes* are also undoubtedly facilitated by forward burrowing. BROWN et al (1972) proposed that forward burrowing evolved in some anurans to facilitate subterranean feeding. Subsequently BROWN (1978) provided experimental evidence that the forelimb burrower *P streckeri illinoensis* could feed underground. It is likely that the forward burrowing *Arenophryne rotunta* Tyler, 1976, *Hemisus marmoratus*, *Myobatrachus gouldii* (Gray, 1841), and *Rhinophrynus dorsalis* Duméril & Bibron, 1841 also feed underground because they consume mostly termites and/or ants (NOBLE, 1924, CALABY, 1956; PHILIPP, 1958, TYLER et al., 1980, TRUEB & GANS, 1983).

Backward burrowing frogs are largely inactive underground (EMERSON, 1976). Conversely, forward burrowing may be more common among frog species that are quite active underground (BROWN & MEANS, 1984). The coordination of sensory perceptions with motor patterns on the anterior end of the body could facilitate the most efficient forward progress. Furthermore, if the posterior end of the body is used for other purposes (e.g., parental care in *Alytes*), forward burrowing would be a necessity for concealment.

With all the advantages of forward burrowing, it is unusual that this behavior is not more commonly encountered, given the limitations of backward burrowing. However, the latter is predominant among the Anura, but rare in other tetrapod groups (HILLENIUS, 1976). EMERSON (1976: 457) stated: "The large number of backwards burrowers in many anuran families may reflect a level of preadaptation for hindfeet digging in the morphological complex of saltatory locomotion." Furthermore, forward burrowing requires more extensive morphological modifications. HILLENIUS (1976) suggested that backward burrowing was one of the main formative influences in the early evolution of the anurans. The body attains advantage by being concealed underground and is protected from dehydration. The head faces the opening and consequently the anuran can emerge quickly to pursue prey (HILLENIUS, 1976).

Forward burrowing has independently evolved in several different anuran families. Thus, it is pertinent to compare this behavior among those species which have been most thoroughly studied. *Pseudacris streckeri illinoensis* (Hylidae) of the midwestern USA is a highly fossorial, rapid burrowing frog that makes exclusive use of its enlarged forelimbs (BROWN et al., 1972). Forelimb movements are synchronized in a stereotyped manner similar to a human swimmer doing the breaststroke. *Pseudacris ornata* of the southeastern USA uses the same motor patterns as *P streckeri illinoensis* in forward burrowing (BROWN & MEANS, 1984). However, *P ornata* is a reluctant forward burrower and uses its hind limbs to a limited extent for backward burrowing. Both species of *Pseudacris* vocalize underground, and construct tunnels or cavities in which push-up movements of the head stabilize the roof of the excavation (BROWN & MEANS, 1984, LFB, personal observations). Prior to burrowing, *Hemisus marmoratus* (Hemisotidae) of Africa probes the substrate in different areas with its snout to locate a suitable burrowing site (KAMINSKY et al., 1999). Forward burrowing involves up and down movements of the pig-like snout and alternate movements of the forelimbs (WAGER, 1965, EMERSON, 1976). The hind limbs either push the body forward or are not used in forward burrowing, and the species occasionally digs hind feet first into the substrate. *Arenophryne*

Source : MNHN, Paris

rotunda (Myobatrachidae) of Western Australia initially forces its head into the substrate and then utilizes scooping strokes of the forelimbs (TYLER et al., 1980). The hind limbs initially remain passive but later push the body deeper into the substrate. *Myobatrachus gouldii*, also a myobatrachid from Western Australia, burrows forward using the forelimbs with the assistance of the hind limbs (CALABY, 1956, PHILIPP, 1958). Detailed descriptions are lacking for the motor patterns of forward burrowing by the Papua New Guinea frogs (Microhylidae) studied by MENZIES & TYLER (1977). However, the anatomy of the skull and overlying integument suggest that the head plays a prominent role. *Rhinophrynus dorsalis* (Rhinophrynidae) of middle America is an accomplished backward burrower, and although behavioral observations are lacking, the extraordinary morphological specializations of the pectoral girdle and head leave little doubt that the animal is also a forward burrower (TRUEB & GANS, 1983). EMERSON (1976) briefly mentioned various other anurans in the families Bufonidae, Leptodactylidae, Microhylidae and Pipidae of Africa, Europe and South America that also apparently burrow forward or use their head for nest construction, but little information is available on their motor patterns. Thus, forward burrowing has independently evolved in at least nine anuran families on five continents for a variety of reasons. Although the motor patterns might appear superficially similar among the different species, there are differences in regard to synchronous or asynchronous use of the forelimbs, extent and nature of the use of the head, and degree to which the hind limbs assist the forward burrowing. Moreover, there are vast differences among the species in the structural specializations of the anterior portion of the body for forward burrowing (WAGER, 1965, BROWN et al., 1972, GALDIN, 1973; EMERSON, 1976, TYLER, 1976; MENZIES & TYLER, 1977, CRESPO, 1982*a-b*, TRUEB & GANS, 1983; BROWN & MEANS, 1984, TYLER et al., 1984; PAUKSTIS & BROWN, 1987, 1991).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank: E. BROWN, L. N. BROWN and S. WHEELER for laboratory assistance; S. LOEW, E. MOCKFORD and K. TARRANT for translations, D. SHEPARD for library assistance; and J. BROWN, S. EMERSON, J. S. KEOGH, D. SHEPARD and L. TRUEB for critically reading the manuscript.

LITERATURE CITED

ARNOLD, E. N. & BURTON, J. A. 1978. *A field guide to the reptiles and amphibians of Britain and Europe*. London, Collins: 1-272.

AXTELL, R. W. & HASKELL, N. 1977. An interrupted population of *Pseudacris streckeri* from Illinois with an assessment of its postglacial dispersion history. *Nat. Hist. Misc.*, **202**: 1-8.

BOULENGER, G. A. 1897. *The tailless batrachians of Europe*. Part I. London: Ray Society. [xx] + [1-210] 2 pl. + pl. 1-10.

BRITO-E-ABREU, F., ROSA, H. D., PALLO, O. S., MOREIRA, P. L., ALMEIDA, A. P. & CRESPO, E.G., 1996. - Morphological distinction of Iberian midwife toads: *Alytes cisternasii* may have two metacarpal tubercles. *Amphibia-Reptilia*, **17** (1): 67-70.

BROWN, L. E. 1976. Subterranean feeding by the chorus frog *Pseudacris streckeri* (Anura: Hylidae). *Herpetologica*, **34** (2): 212-216.

Source : MNHN, Paris

BROWN, L. E. & CIMA, J. E., 1998. – Illinois chorus frogs and the Sand Lake dilemma. *In* M. J. LANNOO (ed.), *Status and conservation of midwestern amphibians*, Iowa City, Univ. Iowa Press. 301-311.

BROWN, L. E., JACKSON, H. O. & BROWN, J. R., 1972. – Burrowing behavior of the chorus frog, *Pseudacris streckeri*. *Herpetologica*, **28** (4): 325-328.

BROWN, L. E. & MEANS, D. B., 1984. – Fossorial behavior and ecology of the chorus frog *Pseudacris ornata*. *Amphibia-Reptilia*, **5** (3-4): 261-273.

BROWN, L. E. & ROSE, G. B., 1988. – Distribution, habitat, and calling season of the Illinois chorus frog (*Pseudacris streckeri illinoensis*) along the lower Illinois River. *Illinois nat. Hist. Surv. biol. Notes*, **132**: 1-13.

CALABY, J. H., 1956. – The food habits of the frog, *Myobatrachus gouldii* (Gray). *West. Aus. Natur.*, **5** (4): 93-96.

CALSYN, D. E., 1995. – *Soil survey of Mason County, Illinois*. U. S. Dept. Agriculture, nat. Resources Conservation Service, in cooperation with Illinois agricultural Expt. Station. i-ix + 1-211, 2 maps, aerial photos 2-97.

CRESPO, E. G., 1979. – *Contribuição para o conhecimento da biologia dos* Alytes *Ibericos*, Alytes obstetricans boscai *Lataste, 1879 e* Alytes cisternasii *Bosca, 1879 (Amphibia Salientia). a problematica da especiação de* Alytes cisternasii. PhD Thesis, Lisboa, Universidade de Lisboa. **1**, 1-227, **2**, 228-399.

----- 1981. – Contribuição para o conhecimento da biologia dos *Alytes* Ibéricos, *Alytes obstetricans boscai* Lataste, 1879 e *Alytes cisternasii* Bosca, 1879 (Amphibia, Salientia): regulação hidrica, balanço osmótico. *Arq. Mus. Bocage*, (C) (suppl.), **1** (4): 77-132, fig. 1-12.

----- 1982*a*. – Sur la biologie evolutive des *Alytes* Iberiques. *Bull. Soc. herp. Fr.*, **22**: 38-43.

----- 1982*b*. – Contribuição para o conhecimento da biologia das especies Ibericas de *Alytes*. *A. obstetricans boscai*, Lataste 1879 e *A. cisternasii* Boscá 1879 (Amphibia: Discoglossidae): morfologia dos adultos e dos girinos. *Arq. Mus. Bocage*, (C) (suppl.), **1** (7): 255-312, est. 1-16.

DE WITTE, G. F., 1948. – *Faune de Belgique. Amphibiens et reptiles*. Seconde edition. Bruxelles. Mus. royal Hist. nat. Belgique: 1-321.

EMERSON, S. B., 1976. – Burrowing in frogs. *J. Morph.*, **149** (4): 437-458.

GAUDIN, A. J., 1973. – Species groups of North American chorus frogs (genus *Pseudacris*, family Hylidae). *Bull. south. Calif. Acad. Sci.*, **72**: 49-50.

GOSNER, K. L., 1960. – A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16** (3): 183-190.

HELLMICH, W., 1962. – *Reptiles and amphibians of Europe*. London, Blandford Press. i-viii + 9-160, pl. 1-68.

HILLENIUS, D., 1976. – On the origin of the anuran body-form (Amphibia: Anura). *Beaufortia*, **25** (322): 63-77.

KAMINSKY, S. K., LINSENMAIR, K. E. & GRAFE, T. U., 1999. – Reproductive timing, nest construction and tadpole guidance in the African pig-nosed frog, *Hemisus marmoratus*. *J. Herp.*, **33** (1): 119-123.

KLOGH, J. S., 1991. – *A comparison of forward burrowing and backward burrowing anurans in dealing with obstacles*. Research Report, Normal, Illinois State University: 1-9.

MARQUEZ, R. & VERRELL, P., 1991. – The courtship and mating of the Iberian midwife toad *Alytes cisternasii* (Amphibia: Anura: Discoglossidae). *J. Zool.*, London, **225** (1): 125-139.

MENZIES, J. I. & TYLER, M. J., 1977. – The systematics and adaptations of some Papuan microhylid frogs which live undergound. *J. Zool.*, London, **183** (4): 431-464.

NOBLE, G. K., 1924. – Contributions to the herpetology of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo Expedition, 1909-1915. *Bull. am. Mus. nat. Hist.*, **49** (2): 147-347, pl. 23-42.

NOLLERT, A. & NOLLERT, C., 1992. – *Die Amphibien Europas*. Stuttgart, Franckh Kosmos. 1-382.

PASTEUR, G. & BONS, J., 1959. – Les batraciens du Maroc. *Trav. Inst. sci. chérifien (Zool.)*, **17**: i-xxi + 1-241, pl. 1-3, cartes 1-3.

PAUKSTIS, G. L. & BROWN, L. E., 1987. – Evolution of the intercalary cartilage in chorus frogs, genus *Pseudacris* (Salientia: Hylidae). *Brimleyana*, **13**: 55-61.

- , 1991. – Evolutionary trends in the morphology of the intercalary phalanx of anuran amphibians. *Can. J. Zool.*, **69** (5): 1297-1301.

PHILIPP, G. A., 1958. – *Myobatrachus gouldii* in the coastal hills near City Beach. *West. aust. Natur.*, **6**: 131-132.

Source : MNHN, Paris

SANCHIZ, B., 1984 Análisis filogenetico de la tribu Alytini (Anura, Discoglossidae) mediante el estudio de su morfoestructura osea. *In* H. HEMMER & J. A. ALCOVER (ed.), *Historia biologica del ferreret*, Ciutat de Mallorca, Editorial Moll: 61-82.

SCHREIBER, E., 1912. *Herpetologia europaea*. Jena, Verlag von Gustav Fischer: i-x + 1-960.

TRUEB, L. & GANS, C., 1983. Feeding specializations of the Mexican burrowing toad, *Rhinophrynus dorsalis* (Anura: Rhinophrynidae). *J. Zool.*, London, **199** (2): 189-208.

TUCKER, J. K., CAMERER, J. B. & HATCHER, J. B., 1995. *Pseudacris streckeri illinoensis* (Illinois chorus frog). Burrows. *Herp. Rev.*, **26** (1): 32-33.

TYLER, M. J., 1976. A new genus and two new species of leptodactylid frogs from Western Australia. *Rec. west. aust. Mus.*, **4** (1): 45-52.

TYLER, M. J., ROBERTS, J. D. & DAVIES, M., 1980. Field observations on *Arenophryne rotunda* Tyler, a leptodactylid frog of coastal sandhills. *Aust. Wildl. Res.*, **7** (2): 295-304.

TYLER, M. J., SMITH, L. A. & JOHNSTONE, R. E., 1984. – *Frogs of Western Australia*. Perth, Western Australian Museum: i-xii + 1-109.

WAGER, V. A., 1965. *The frogs of South Africa*. Cape Town & Johannesburg, Purnell & Sons: 1-242.

Corresponding editor: Janalee P. CALDWELL.

© ISSCA 2000

Source : MNHN, Paris

Alytes, 2000, **17** (3-4): 114-124.

Dietary patterns of *Pseudoeurycea leprosa* (Caudata, Plethodontidae) from Río Frío, Mexico

Thomas BILLE

Bellmansgade 40, 2100 Copenhagen, Denmark

The diet of the Mexican plethodontid salamander *Pseudoeurycea leprosa* was found to vary depending on season and size class. Although arthropods comprised the overall majority of the diet, gastropods and oligochaetes occupied a relatively large proportion of the selected prey. Because of their size and moist surface, oligochaetes are not caught successfully by tongue projection, and the jaws may be used to capture such prey. An ontogenetic change in head shape was observed in *P. leprosa*. Juveniles have a proportionally wider head than adults, allowing them to utilize a wider range of prey. A large overlap in diet among size classes was found but this could be attributed to a relatively greater preference for small prey in large individuals and not to the ability of small individuals to ingest large prey. Shorter heads in juveniles could be a way to reduce space within the terrestrial egg and not a way to utilize a broader trophic niche in juvenile salamanders. Despite a pronounced seasonal variation in precipitation in the highlands of central Mexico, diet overlap among seasons was high. This overlap might be attributed to small sample sizes during the dry season or to microhabitat utilization.

INTRODUCTION

Salamanders of the family Plethodontidae are unique among urodeles in that a large proportion of the family members occur in the tropical zones of Latin America. The family is represented in the neotropics exclusively by the supergenus *Bolitoglossa* within the tribe Bolitoglossini, which also includes the temperate zone genera *Batrachoseps* and *Hydromantes*.

Despite the interest in the systematics of the group, virtually nothing is known about dietary patterns of neotropical plethodontid salamanders. Because of tongue structure and jaw development, LOMBARD & WAKE (1977) assumed arthropods are the principal prey of this group. A brief note by VITCHIS (1990) listed the diet of *Pseudoeurycea leprosa* in the Ajusco mountain range of central Mexico, confirming that arthropods were the principal prey.

In this paper, I present data on seasonal and body size correlates of the diet of the Mexican plethodontid *Pseudoeurycea leprosa*. Several factors might theoretically affect the diet of this species.

(1) Salamanders of the supergenus *Bolitoglossa* possess a remarkable feeding apparatus consisting of a specialized tongue projection system. Morphological and neurological adap-

Source : MNHN, Paris

tations have given these salamanders the ability to capture prey accurately from large distances and at remarkable speed with a free projectile tongue (LOMBARD & WAKE, 1977, ROTH & WAKE, 1985*a-b*). Capture, from onset of protractor muscle activity to tongue contact with the prey target, was recorded at 10 ms for *Bolitoglossa occidentalis*, which gives these salamanders one of the fastest feeding mechanisms among vertebrates (THEXTON et al., 1977). The jaws are relatively poorly developed and tongue projection may be the exclusive feeding mechanism (LOMBARD & WAKE, 1977). These factors combined make the salamanders specialists in capturing small, fast arthropods but make them less suited for capturing large and moist prey like slugs and earthworms. Therefore, arthropods are expected to be the exclusive diet of *P. leprosa*.

(2) The feeding apparatus is not the only morphological factor affecting diet. FRASER (1976) found a significant correlation between head width and size of largest ingested prey in two temperate zone species, *Plethodon cinereus* and *Plethodon hoffmani*. MAGLIA (1996) found that head width limits prey selection in *P. cinereus* and that juveniles compensate somewhat by having relatively wider heads than adults, thereby providing them with a broader trophic niche than would have been the case if no ontogenetic change in head shape occurred. If a similar uneven growth in head width/length were found in *P. leprosa*, a high diet similarity between adults and juveniles would be expected.

(3) Salamanders are generally regarded as being insectivorous opportunistic feeders. If seasonal variation affects prey availability, then this would affect the composition of salamander diet. Seasonal variation may also impair salamander foraging, because plethodontid salamanders are restricted to areas of high humidity. This probably limits the foraging range of the salamanders when outside conditions are dry, perhaps limiting them to their covers or to fossorial foraging (MATHIS et al., 1995). Because there is pronounced seasonal variation in precipitation in the highlands of central Mexico, the overlap in diet between wet and dry season is expected to be low.

MATERIAL AND METHODS

I collected salamanders in the pine-fir forests surrounding the small town of Río Frío on the state border of Mexico and Puebla, Mexico. The area was visited in July-August 1996, October-November 1997 and March-April 1998.

I located specimens by searching potential cover objects during the day. Salamanders were anaesthetized within 1-2 hours of collecting by submersion in a chlorobutanol solution and preserved in 70 % ethanol. Within a few months of preservation, the following measurements were taken: standard length (SL: tip of snout to posterior margin of vent), head length (HL: tip of snout to gular fold) and head width (HW: width of head just behind the eyes). Measurements were made using dial calipers to nearest 0.1 mm. Salamanders were divided into groups according to size and season.

After preservation, the stomachs were removed by dissection and the contents were separated and identified to order. Length and greatest diameter were measured using a binocular microscope with an ocular micrometer to nearest 0.01 mm. Volumes of individual

Source : MNHN, Paris

prey items were estimated using the formula for a prolate spheroid (VITT & CARVALHO, 1992):

$$V = 4/3\ \pi\ (\text{length}/2) \times (\text{width}/2)^2.$$

Relative volume (percentage of total volume), relative abundance (percentage of total number) and frequency of occurrence (percentage of stomachs containing a certain category of prey) were calculated for each prey category. The sum of the above was used to calculate an index of Importance Value (IV) (ACOSTA, 1982):

$$IV = V'_{ij} + N'_{ij} + F'_{ij},$$

where
$V'_{ij} = V_{ij}/\Sigma V_{ij}$,
$N'_{ij} = N_{ij}/\Sigma N_{ij}$,
$F'_{ij} = F_{ij}/N_j$,
IV = Importance Value (I'_{ij} of ACOSTA, 1982),
V_{ij} = Volume of prey items in the i'th category in predator j,
ΣV_{ij} = Total volume of prey items in predator j,
N_{ij} = Number of prey items in the i'th category in predator j,
ΣN_{ij} = Total number of prey items in predator j,
F_{ij} = Number predator j where prey items in the i'th category is present,
N_j = Total number of predator j.

The index provides values between 0 and 300 and gives an estimate of the overall importance of a prey category in a given predator category. The index has the advantage of incorporating more than one measure of importance, but has the disadvantage of giving similar values for different combinations of the three relative values, i.e., each index value is not unique. Another disadvantage with the index is that by incorporating the frequency of occurrence by summation, this measure is often weighted disproportionately more than the other two measures of importance. This is especially the case when sample sizes are small. Since the values for frequency of occurrence do not sum to 100, the index values cannot be used to calculate niche breadth or overlap. Despite such disadvantages, the index was used due to a lack of other indexes incorporating all three measures of importance.

Niche breadth was calculated using the Shannon Index:

$$H_n = -\Sigma P_i \ln P_i,$$

where P_i is the proportion by number of prey items in the i'th category. Niche breadth is greatest if each prey item belongs to a different prey category and lowest if all prey items belong to only one prey category. Another niche breadth (H_v) was calculated using the same index, where P_i is the proportion by volume of prey items in the i'th category. Here niche breadth is greatest if each prey item has the same volume and belongs to a different prey category and lowest if all prey items belong to only one prey category. The Shannon Index was chosen over the more commonly used Simpson's index (PIANKA, 1973) because it is less sensitive to the frequency of dominant prey items and to the casual ingestion of prey items (MAY, 1975).

Pianka's improved index (PIANKA, 1975) was chosen for measuring niche overlap:

$$\alpha = \Sigma P_{ij} P_{ik} / \sqrt{(\Sigma P_{ij}^2 \Sigma P_{ik}^2)}.$$

Source : MNHN, Paris

where P_{ij} and P_{ik} are the proportions of prey items in the i'th category in predator j and predator k, respectively The index is used solely to show similarity in diet among size- and seasonal groups. Trophic niche breadth was measured using both prey number and volume. The volumetric percentages used were the volumes occupied by each prey taxa, i e , volumes were not grouped based on individual prey sizes but as total volumes of each prey taxa.

Most of the collected material has been deposited in the collections of the Zoological Museum of Copenhagen, Denmark.

RESULTS

From 1996 to 1998, a total of 93 *P leprosa* was collected. Six (6.5 %) specimens were collected in spring, 56 (60 2 %) in summer and 31 (33 3 %) in autumn. Seasonal differences in the number of collected salamanders reflect the ease with which salamanders could be located in the field.

PREY COMPOSITION

A total of 301 prey items divided into 17 prey taxa was found in the diet of *P leprosa* Of these, 94.4 % (by number) were arthropods and 5 6 % belonged to the orders Oligochaeta and Gastropoda The numerically most important arthropod prey consisted of springtails (23.3 %), spiders (12.6 %), mites (9 6 %) and beetles (8 6 %) The proportion of arthropod prey by volume was distinctly lower (84.3 %). The volumetrically most important arthropod prey consisted of earwigs (20 0 %), millipedes (16.4 %) and spiders (12.0 %) The overall most important arthropod prey were springtails (IV = 56 9), spiders (IV = 50 4) and beetles (IV = 40.5). Most of the oligochaetes were earthworms of a substantial size. The few gastropods ingested were all snails.

VARIATION IN DIET AMONG SIZE GROUPS

Head width (HW) and head length (HL) of the salamanders showed a positive relationship with standard length (SL) and were highly correlated Pearson's correlation, r = 0.974 (HL) and r = 0.973 (HW) The slopes of both lines deviated significantly from zero HW, t-test, t = 40 019, P < 0 001; HL, t-test, t = 41 042, P < 0 001 The difference between the slopes of the regression lines of HL and HW over standard length was highly significant (t-test, t = 16 141, P < 0 001) (fig 1) The slope of the regression line between head length and standard length suggests that an ontogenetic change in head shape occurs in *P leprosa* with juveniles having proportionally broader heads than adults.

The correlation (after $\log_e$ transformation of both parameters) of HW and volume of largest ingested prey item was highly significant (Spearman Rank Correlation Coefficient, r_s = 0 502, P < 0 01), the slope of the line deviated significantly from zero (t-test, t = 9 977, P < 0 001) (fig 2) A similar exponential relationship was found between SL and volume of largest ingested prey item The slope of the regression line (after $\log_{10}$ transformation) deviated

Source : MNHN, Paris

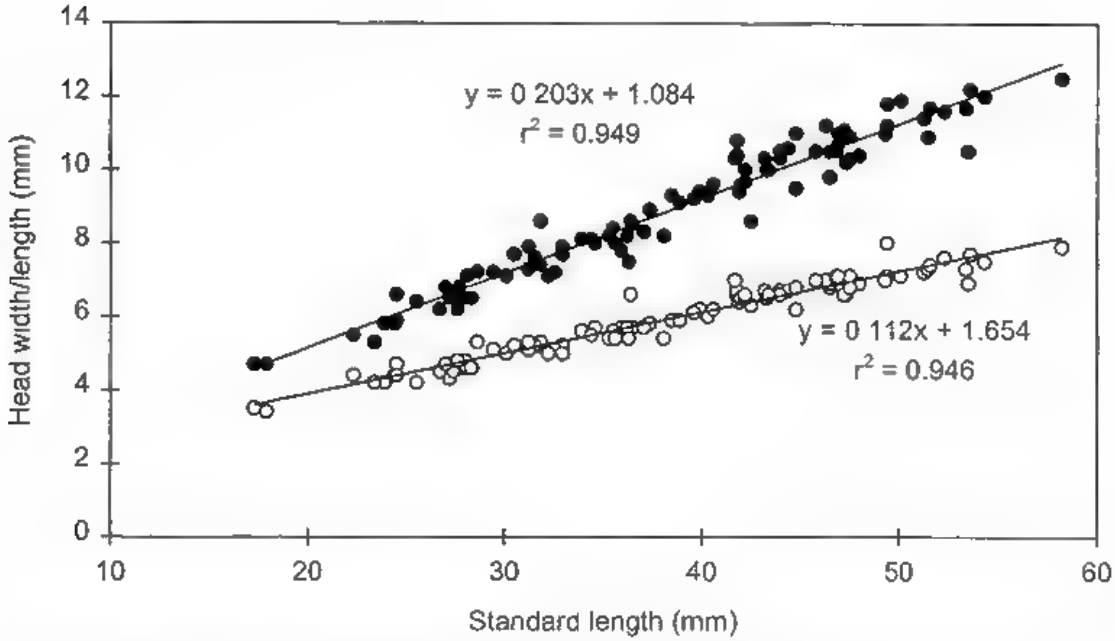


Fig. 1 Relationship of head length (HL = ●) and head width (HW ○) to standard length of *Pseudoeurycea leprosa* (n = 93) from Río Frío, Mexico.

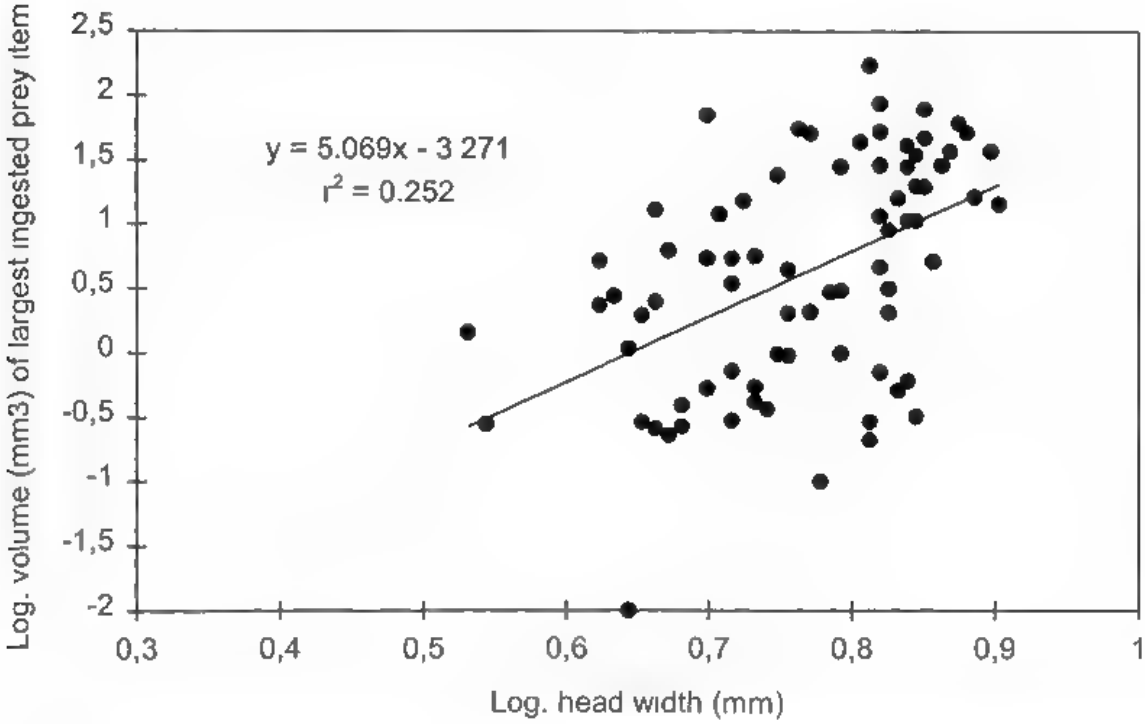


Fig. 2 Relationship of head width to volume of largest prey item ingested by *Pseudoeurycea leprosa* after $\log_{10}$ transformation (n = 76).

Source : MNHN, Paris

Table 1 Variation in diet among size groups 1, volumetric percentage, 2, numeric percentage, 3, frequency of occurrence; 4, Importance Value (IV). L, larvae. *n*, sample size.

	< 30 mm				30 - 45 mm				≥ 45 mm			
	n = 20				*n* = 48				*n* = 25			
Prey taxa	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Blattodea					0 5	0 7	2 1	3 3				
Dermaptera					21.8	7 1	18.8	47.7	19 8	6 0	24 0	49 8
Hemiptera	0.3	1.7	5 0	7.0	0 2	0.7	2 1	3 0	0 3	2 0	8 0	10 3
Coleoptera	15 6	8.3	20 0	43 9	5 3	6 4	14 6	26 3	17 2	12 0	32 0	61 2
Coleoptera (L)	4.3	3.3	5 0	12 6	1 8	5.0	12.5	19 3	2.7	8 0	24.0	34 7
Diptera	0 4	1.7	5 0	7.1	0 2	3 5	6 3	10 0	0 1	2 0	8 0	10 1
Diptera (L)					0 6	4.3	8.3	13 2	0.3	5 0	8.0	13 3
Lepidoptera (L)	1 9	1 7	5 0	8.6	25 4	12 1	8 3	45 8	6.1	2 0	4 0	12 1
Hymenoptera	1.0	5.0	10 0	16 0	1 2	7.8	16.7	25.7	0 6	6 0	16 0	22 6
Collembola	9 7	36.7	40 0	86 4	0 5	15 6	27 1	43 2	1 4	26 0	36 0	63 4
Diplopoda					22.3	5.7	10.4	38 4	11.9	7 0	24.0	42 9
Chilopoda	8.8	1.7	5.0	15 5	4 2	2 8	8.3	15 3	1 9	3 0	8.0	12 9
Pseudoscorpiones					0.3	0.7	2.1	3 1				
Araneae	24.9	15.0	30.0	69 9	5.3	12.1	20.8	38.2	17.5	12.0	32 0	61.5
Acarina	4.1	20.0	40.0	64.1	0.3	9 9	16 7	26.9	0 1	3 0	12.0	15.1
Oligochaeta	21 2	1.7	5 0	27 8	9 8	4.3	12.5	26.6	20.1	6 0	16.0	42.1
Gastropoda	7 7	3 3	10 0	2. 0	0 4	1 4	4 2	6 0				
Prey diversity	H_v		H_n		H_v		H_n		H_v		H_n	
	2.030		1.902		1.978		2.558		1.987		2 349	

significantly from zero (*t*-test, $t = 4.047$, $P = 0.001$). Although significant, the correlation was slightly lower (Spearman Rank Correlation Coefficient, $r_s = 0\ 472$, $P < 0.01$) than for the relationship between HW and prey volume Prey selection by size seems best to be described by salamander head width.

Niche breadth was similar for all size groups (tab. 1) The lowest was found in the smallest salamanders and the highest in the intermediate size group When judged by prey number, diet overlaps were high and similar among the three size groups. The highest overlap was between the largest and the intermediate size groups ($\alpha = 0.887$) and the smallest between the intermediate and the smallest size groups ($\alpha = 0\ 802$).

Diet overlaps were distinctly lower when judged by prey volume and the range in overlap among size groups was much higher The highest overlap was between the largest and the smallest size groups ($\alpha = 0\ 747$) and the smallest between the intermediate and the smallest size groups ($\alpha = 0\ 312$) The high trophic overlap between the smallest and the largest salamanders can best be attributed to small sample sizes but does suggest high diet similarity among the different sizes of *P leprosa*

Source : MNHN, Paris

The importance of different prey taxa varied among salamander size groups as a function of prey size (tab. 1). Mites were among the three most important prey taxa in the smallest size group, but as salamander size increased mites became less important. Large prey (e.g., earwigs and millipedes) did not occur in the diet of the smallest salamanders, but became increasingly important in the larger salamander size groups.

Other prey taxa did not show any apparent variation in diet of smaller and larger salamanders. Although most important in the diet of the smallest salamanders, springtails continued to be of a high importance in the diet of the largest salamanders. A similar situation was found for spiders, beetles and hymenopterans.

Seasonal variation

One stomach (16.7 %) was empty in spring, 11 (19.6 %) in summer and five (16.1 %) in autumn. This suggests no shortage of prey during the drier months.

Niche breadth was similar for summer and autumn but markedly lower in spring, although this may be due to the low number of stomachs sampled (tab. 2). Diet overlap in prey number was high among seasons. The highest overlap (α = 0.804) occurred between spring and summer, and the lowest overlap between spring and autumn (α = 0.669). Niche breadth in general was much lower when diet overlap was judged by prey volume. The highest overlap occurred between summer and autumn (α = 0.397) and the lowest between spring and summer (α = 0.121). Due to the volumetric dominance of a single very large prey item in the spring sample, overlaps judged by volume involving this season are most likely to be underestimated.

Mean number of ingested prey items varied slightly among seasons: 1.33 prey items/stomach (spring), 3.68 (summer) and 2.77 (autumn). Even if empty stomachs are omitted, the variation in number of ingested prey items among seasons is not significant (ANOVA, $F_{2, 73} = 3.011$, $P = 0.055$).

The three most important prey in spring were centipedes, spiders and springtails (tab. 2). Due to the low number of salamanders found at this season, these data must be viewed with caution. The high importance value (IV) reported for centipedes can be referred to a single ingested item of a very large size. Its high importance is, therefore, questionable. More reliable are the importance values for spiders and springtails which were found in one third of all stomachs. Spiders and springtails may be regarded as the most important prey taxa for *P. leprosa* in spring.

Only in the summer sample were all 17 prey taxa found. Springtails, earwigs, beetles and spiders were the most important prey taxa. Despite occupying a low proportion of overall prey volume, springtails were found in almost one third of all stomachs and occurred in high numbers, making them the most important prey item in the summer sample. Earwigs were found in low numbers in the stomachs but at a relatively high frequency. Both beetles and spiders were intermediate in respect to volume, number and frequency.

The most important prey in the autumn sample were caterpillars, spiders, springtails and millipedes. The importance of caterpillars as prey is due to a large volume and high numbers, despite a relatively low frequency in the stomachs. This prey seems to be both patchily

Source : MNHN, Paris

Table 2 Seasonal variation in diet. 1, volumetric percentage, 2, numeric percentage, 3, frequency of occurrence; 4, Importance Value (IV). L, larvae. *n*, sample size

	Spring $n = 6$				Summer $n = 56$				Autumn $n = 31$			
Prey taxa	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Blattodea					0.4	0.4	1.8	2.6				
Dermaptera					27.3	7.1	23.2	57.6	4.0	2.3	6.5	12.8
Hemiptera					0.6	2.1	7.1	9.8				
Coleoptera	5.9	12.5	16.7	35.1	19.4	10.5	25.0	54.9	2.2	5.8	12.9	20.9
Coleoptera (L)					4.9	9.5	23.2	37.6				
Diptera	1.6	12.5	16.7	30.8	0.1	0.8	3.6	4.5	0.2	3.5	9.7	13.4
Diptera (L)					0.1	3.6	3.6	7.3	0.8	7.0	12.9	20.7
Lepidoptera (L)					0.8	0.6	1.8	3.2	35.2	22.1	12.9	70.2
Hymenoptera					1.1	6.3	17.9	25.3	0.4	5.8	12.9	19.1
Collembola	2.1	25.0	33.3	60.4	3.5	24.3	32.1	59.9	0.8	17.4	29.0	47.2
Diplopoda					7.6	3.9	10.7	22.2	23.8	7.0	16.1	46.9
Chilopoda	77.0	12.5	16.7	106.2	0.8	2.4	8.9	12.1	4.7	2.3	6.5	13.5
Pseudoscorpiones					0.3	0.4	1.8	2.5				
Araneae	12.8	25.0	33.3	71.1	15.5	11.4	21.4	48.3	14.3	15.1	32.3	61.7
Acarina	0.7	12.5	16.7	29.9	1.6	11.1	26.8	39.5	0.3	5.8	9.7	15.8
Oligochaeta					12.8	4.3	12.5	29.6	13.1	4.7	9.7	27.5
Gastropoda					3.5	1.4	5.4	10.3	0.1	1.2	3.2	4.5
Prey diversity	H_v 0.813		H_n 1.733		H_v 2.080		H_n 2.383		H_v 1.746		H_n 2.279	

distributed (a single stomach contained 13 prey items all referable to Lepidoptera) and seasonal in its abundance (IV = 3.2 in summer sample)

DISCUSSION

In the plethodonthine genera *Aneides* and *Plethodon*, arthropods constitute by number more than 90 % of the diet and somewhat less by volume (POWDERS & TILTJEN, 1974; FRASER, 1976; LYNCH, 1985, MAGLIA, 1996). Within the bolitoglossines, arthropods comprised more than 90 % of the diet of *Batrachoseps attenuatus* (MAIORANA, 1978) and *Speleomantes ambrosii* [*Hydromantes strinati*] (SALVIDIO, 1992). The proportion of arthropods in the diet of *Pseudoeurycea leprosa* is similar to these two species when judged by number but distinctly lower when judged by volume. Snails can easily be caught with tongue projection, as the tongue pad can glue to the dry shell. Snails occur regularly in the diet of all the above mentioned species. The moist surface of earthworms makes the tongue pad less adhesive and

Source : MNHN, Paris

makes capture with tongue projection difficult The relatively large proportion and large individual size of oligochaetes in the diet of *P. leprosa* suggest that the jaws are used in prey capture, at least to a limited extent in this species. This is in contrast to the interpretation by LOMBARD & WAKE (1977) who assumed that the weak jaws made tongue projection the exclusive feeding mechanism. Earthworms were found in the diet of *Speleomantes ambrosii* [*Hydromantes strinatii*] (SALVIDIO, 1992), whereas only snails comprised the non-arthropod prey in *Batrachoseps attenuatus* (MAIORANA, 1978). No data are currently available on the behavior of capture of large moist prey in Bolitoglossini, although they are highly desirable.

In a study of feeding ecology in the temperate zone species *Plethodon cinereus*, MAGLIA (1996) found a high degree of similarity in the diet of juveniles and adults. As reported for other species of *Plethodon* (e.g., FRASER, 1976), head width was significantly correlated with prey size and an ontogenetic variation in head shape occurred, with juveniles having proportionally broader heads than adults. Thus, MAGLIA (1996) concluded that in terrestrial salamanders an ontogenetic change in head morphology results in a lack of change in diet, whereas a lack of change in head morphology results in a diet change. *Pseudoeurycea leprosa* appears to fit this model Head width was significantly correlated with prey size and the diet of the three size groups overlapped extensively The similarity in diet between small and large specimens of *P. leprosa* does not seem to be attributed to the ability of small salamanders to ingest large prey It is more likely a higher preference by the larger salamanders for smaller prey, as evidenced by the high proportion of prey like springtails and hymenopterans in the diet of larger *P. leprosa*.

Ontogenetic change in head shape contributes to the lack of diet change in *P. cinereus* The results obtained for *P. leprosa* might differ due to a lower sample size (93 *P. leprosa* versus 348 *P. cinereus*), but I do not consider this a viable explanation In some species of plethodontid salamanders with direct development, juveniles hatch with a tail proportionally shorter than adults, and an ontogenetic change in tail length occurs (e.g., *Bolitoglossa mexicana* BILLE & BRINGSØE, 1998) This situation is similar to the reported changes in head shape and may be a way to reduce space within the terrestrial egg I hypothesize that a shorter head could be another way to reduce space within the egg and not a way to utilize a broader trophic niche for juvenile salamanders. Although in some species like *P. cinereus* this might be the result, the basis is different and generalizations should be avoided

Because terrestrial plethodontids are opportunistic feeders, seasonal variation in diet should be expected when prey abundance and diversity varies over the year. Seasonal differences in diet have been reported for *Plethodon glutinosus* and *Plethodon jordani* (POWDERS & TILTJEN, 1974) Salamander foraging might also be impaired when outside conditions are dry thereby limiting the foraging range of the salamanders. When leaf litter is dry, *Plethodon cinereus* is confined to foraging in their covers which limits prey amount and diversity (JAEGER, 1980). The highlands of central Mexico experience a pronounced seasonal variation in precipitation, and even if prey abundance and diversity are not affected by the seasons, niche breadth of the salamanders would be expected to be much lower in the dry season due to limited foraging opportunities. The high seasonal overlaps found in *P. leprosa* are therefore surprising Although a slight seasonal variation in prey taxa was encountered, the differences were insignificant The driest situations occurred in spring which unfortunately coincided with the smallest sample size A different situation might have appeared, had the

Source : MNHN, Paris

sample been larger. Another explanation could be the condition of the cover types selected by the species. *Pseudoeurycea leprosa* is mainly log-dwelling (sensu WAKE & LYNCH, 1976) and the most popular cover type is under the loose bark on fallen logs. This extensive cover, often of several meters length, provides the salamanders with a relatively large foraging range compared to other cover types. During the dry season this cover is utilized only to a limited extent and explains therefore only a small part of the high similarity in diet.

RESUMEN

Se describe la variacion en la dieta de la salamandra plethodóntida mexicana *Pseudoeurycea leprosa* a lo largo de estaciones del año y entre clases de tamaños. Aunque los artrópodos constituyen la mayor parte de la dieta, los gastropodos y los oligoquetos ocupan una proporción relativamente grande entre las presas seleccionadas. Debido a su tamaño y a su superficie húmeda, se da por sentado que los oligoquetos no pueden ser capturados mediante la proyección de la lengua y, contrariamente a las expectativas anteriores, se supone que se utilizan básicamente las mandibulas en la captura de tales tipos de presa. En otros plethodóntidas terrestres se ha observado un cambio ontogenético en la forma de la cabeza, y algo similar podría ocurrir con la *P. leprosa*; por ejemplo los juveniles tienen la cabeza proporcionalmente más ancha que los adultos. Ésto se ha atribuído a la la posibilidad de permitir a los juveniles utilizar una más amplia gama de presas que si no hubiese producido dicho cambio en la forma de la cabeza. Se encontró una gran superposición en las respectivas dietas de las clases de tamaños pero ésto podría atribuirse a una preferencia relativamente grande de los individuos grandes por presas pequeñas y no la habilidad de ingerir grandes presas por parte de los individuos pequeños. El autor lanza la hipótesis de que la cabeza más corta en los juveniles podría ser una adaptacion para ahorrar espacio dentro del huevo terrestre, y no una adaptación a un nicho trófico más amplio por parte de las salamandras jóvenes. A pesar de la gran variacion de las precipitaciones de las tierras altas del centro de México en las distintas estaciones del año, que restringe severamente el espectro alimenticio de las salamandras en la temporada seca, la superposición dietaria en las estaciones del año resultó ser elevada. Ésto podria ser atribuído al pequeño tamaño de las muestras durante la temporada seca o podría ser debido al uso del microhábitat por parte de esta especie.

ACKNOWLEDGEMENTS

I thank E. AMTHAUER (Gottingen) and R. FONOLL (Barcelona) for assistance in the field, F. MENDOZA QUIJANO (UNAM) for guidance and providing additional literature, and J. RABOL (University of Copenhagen) for critically reviewing the manuscript. Laboratory facilities were placed at my disposal by the Department of Population Biology, Zoological Institute, University of Copenhagen, for which I am grateful. Field work was financially supported by grants from Beckett Fonden and Center for Nord/Syd studier, University of Copenhagen. The Spanish resumen was prepared by R. FONOLL.

Source : MNHN, Paris

LITERATURE CITED

ACOSTA, M., 1982 – Indice para el estudio del nicho trofico. *Ciencias Biologicas, Ac. Ciencias Cuba*, **7**: 125-127.

BILLE, T. & BRINGSOE, H., 1998 – Zu Brutpflege und Wachstum bei *Bolitoglossa mexicana* (Caudata: Plethodontidae). *Salamandra*, **34**: 219-222.

FRASER, D. F., 1976 – Empirical evaluation of the hypothesis of food competition in salamanders of the genus *Plethodon*. *Ecology*, **57**: 459-471.

JAEGER, R. G., 1980 – Fluctuations in prey availability and food limitation for a terrestrial salamander. *Oecologia*, **44**: 335-341.

LOMBARD, R. E. & WAKE, D. B., 1977 – Tongue evolution in the lungless salamanders, family Plethodontidae. II. Function and evolutionary diversity. *J. Morph.*, **153**: 39-80.

LYNCH, J. F., 1985 – The feeding ecology of *Aneides flavipunctatus* and sympatric plethodontid salamanders in northwestern California. *J. Herp.*, **19**: 328-352.

MAGLIA, A. M., 1996 – Ontogeny and feeding ecology of the red-backed salamander, *Plethodon cinereus*. *Copeia*, **1996**: 576-586.

MAIORANA, V. C., 1978 – Behavior of an unobservable species: diet selection by a salamander. *Copeia*, **1978**: 664-672.

MATHIS, A., JAEGER, R. G., KEEN, W. H., DUCEY, P. K., WALLS, S. C. & BUCHANAN, B. W., 1995 – Aggression and territoriality by salamanders and a comparison with the territorial behaviour of frogs. *In* H. HEATWOLE & B. K. SULLIVAN (ed.), *Amphibian biology*, Vol. 2, *Social behaviour*, Surrey Beatty & Sons, PTY Ltd., 633-676.

MAY, R. M., 1975 – Patterns of species abundance and diversity. *In* M. L. CODY & J. M. DIAMOND (ed.), *Ecology and evolution of communities*, Harvard Univ. Press: 81-120.

PIANKA, E. R., 1973 – The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**: 53-74.

----- 1975 – Niche relations of desert lizards. *In* M. L. CODY & J. M. DIAMOND (ed.), *Ecology and evolution of communities*, Harvard Univ. Press: 292-314.

POWDERS, V. N. & TIETJEN, W. L., 1974 – The comparative food habits of sympatric and allopatric salamanders, *Plethodon glutinosus* and *Plethodon jordani* in eastern Tennessee and adjacent areas. *Herpetologica*, **30**: 167-175.

ROTH, G. & WAKE, D. B., 1985*a* – The structure of the brainstem and cervical spinal cord in lungless salamanders (family Plethodontidae) and its relation to feeding. *J. comp. Neurol.*, **241**: 99-110.

----- 1985*b* – Trends in functional morphology and sensorimotor control of feeding behavior in salamanders: an example of the role of internal dynamics in evolution. *Acta biotheoretica*, **34**: 175-192.

SALVIDIO, S., 1992 – Diet and food utilization in a rock-face population of *Speleomantes ambrosii* (Amphibia, Caudata, Plethodontidae). *Vie Milieu*, **42**: 35-39.

THEXTON, A. J., WAKE, D. B. & WAKE, M. H., 1977 – Tongue function in the salamander *Bolitoglossa occidentalis*. *Arch. oral Biol.*, **22**: 361-366.

VILCHIS, L. I. P., 1990 – Habitos alimenticios de la salamandra *Pseudoeurycea leprosa* en la Sierra del Ajusco, México. *In I. Reunion Nacional de Herpetología, Libro de Resumenes*, Univ. Juarez Aut. Tabasco. Soc. Mex. Herp. A.C.: 9.

VITT, L. J. & DE CARVALHO, C. M., 1992 – Life in the trees: the ecology and life history of *Kentropyx striatus* (Teiidae) in the Lavrado area of Roraima, Brazil, with comments on the life histories of tropical teiid lizards. *Can. J. Zool.*, **70**: 1995-2006.

WAKE, D. B. & LYNCH, J. F., 1976 – The distribution, ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. *Sci. Bull. nat. Hist. Mus. Los Angeles Co.*, **25**: 1-65.

Corresponding editor: Janalee P. CALDWELL

© ISSCA 2000

Source : MNHN, Paris

Les *Alexteroon* du Cameroun (Amphibia, Anura, Hyperoliidae)

Jean-Louis AMIET

48, rue des Soucheres
TF-26110 Nyons

Two new species of treefrogs collected in Cameroon are described in the genus *Alexteroon*, previously regarded as monotypic. These species are differing from *A. obstetricans* by several characteristics of their morphology and etho-ecology (development of the limb fringes, dorsal and ventral colour pattern, appearance of the gular region, voices, calling sites...). Their distribution within Cameroon and their annual cycles of vocal activity are defined on the basis of numerous aural records. A redefinition of the genus *Alexteroon* is proposed and its relationships with the genus *Hyperolius* are discussed.

HISTORIQUE

Il y a presque un siècle, BRANDES & SCHOFNICHEN (1901) publièrent la photo d'une femelle de *Rappia* sp (actuellement *Hyperolius*) capturee alors qu'elle était en train de surveiller une ponte déposée sur une feuille.

C'est seulement 30 ans plus tard que AHL (1931) fit de ce spécimen, trouvé a Bipindi, dans le sud du Cameroun, le type d'une nouvelle espece, qu'il nomma *Hyperolius obstetricans*. Il est probable que ce nom faisait allusion à un comportement observé par BRANDES & SCHOFNICHEN, et que j'ai pu observer aussi, quand les têtards sont prêts à éclore, la femelle frotte de ses pattes postérieures la surface de la ponte, peut-être pour les aider a sortir de la substance gelatineuse dans laquelle ils se trouvent.

Trente annees encore s'ecoulèrent avant que cette espèce soit retrouvée en 1961, PERRET en obtint un mâle provenant de Foulassi, sur le plateau sud-camerounais. Cela lui permit de désigner un néotype, car la femelle étudiee par AHL avait entretemps disparu. Il put aussi indiquer les caracteres sexuels secondaires des mâles, et souligner que l'espece se distinguait de tous les autres *Hyperolius* par ses membres "franges" (PERRET, 1966).

Grâce a une dizaine d'exemplaires des deux sexes captures dans la région de Yaoundé et dans l'ouest du Cameroun, j'ai pu compléter la description de l'espece et donner quelques indications etho-écologiques (AMIET, 1972). Peu après, j'ai pu aussi redecrire la ponte et le comportement de garde des œufs par la femelle et, surtout, decrire le têtard (AMIET, 1974*a*). Les caracteres de ce dernier m'incitèrent alors à noter que l'on pouvait "envisager de placer *H*

Source : MNHN, Paris

obstetricans dans un genre particulier"; toutefois, il me paraissait préférable de différer cette décision jusqu'à ce que soit connu le développement d'un "autre *Hyperolius*, probablement nouveau, ... proche d'*obstetricans*".

En fin de compte, c'est PERRET (1988) qui créera un nouveau genre pour *H. obstetricans*. Celui-ci devient alors l'espèce-type du genre *Alexteroon* (du grec "*alexter*", protecteur, et "*oon*", œuf) et, par la même occasion, l'une des rares especes à "avoir un nom générique et un nom spécifique faisant allusion à une particularité comportementale" (AMIET, 1991).

En fait, le genre *Alexteroon* n'est pas monospécifique mais comprend deux autres espèces.

L'une, que je connais depuis 1971, est très largement répandue mais difficile à capturer: c'est celle qui est évoquee dans mon article de 1974 cité plus haut. Sous "*Hyperolius*" sp. 7, elle a été mentionnée dans plusieurs de mes publications (AMIET, 1975, 1978*a*, 1982, etc.) avec, généralement, une allusion à ses affinités probables avec *obstetricans*. Celles-ci ont été confirmées par l'obtention du cycle de développement complet en 1982.

L'autre espece a été découverte plus tardivement, en 1981. Elle paraît peu répandue, et probablement localisée dans la partie occidentale du Cameroun.

Dans ce qui suit, je décrirai ces deux taxons après avoir donné une redescription d'*A. obstetricans*, en insistant surtout sur les caractères diagnostiques des trois espèces et sur leur etho-écologie. Cela permettra (1) de redéfinir le genre *Alexteroon*, dont certains caractères distinctifs mentionnés par PERRET (1988) se révèlent caducs, et (2) de discuter ses relations phylogéniques avec le genre *Hyperolius*.

QUELQUES REMARQUES MÉTHODOLOGIQUES

Morphométrie – En batrachologie, les données morphométriques et leur analyse statistique sont indispensables dans des situations telles que l'absence d'autres caractères morphologiques permettant une séparation immédiate des taxons, ou une indécision quant à la valeur discriminante de caracteres apparemment distinctifs (cas fréquent lorsque l'on n'a pas pu étudier soi-même sur le terrain les spécimens concernés). Dans le cas present, ces difficultés n'existent pas, ce qui dispensait d'une étude biométrique fine. De nombreuses mensurations ont cependant éte effectuées mais je n'en donnerai que quelques-unes, à titre d'auxiliaires descriptifs (voir tab. 2).

Palmure – Dans de nombreux groupes d'Anoures, l'extension de la palmure est un critère systématique important. Pourtant, il faut reconnaître qu'il n'y a pas de maniere vraiment satisfaisante de traiter ce caractère. Les expressions telles que "un tiers palme" sont trop vagues, alors que les "formules palmaires", plus precises (apparemment), sont lourdes et pas directement explicites. De plus, même sur des spécimens fixés avec soin, l'écartement des orteils et des doigts est rarement suffisant pour montrer la palmure en extension. Et que dire des espèces dont la palmure se prolonge sur les doigts et les orteils: indiquer le nombre de phalanges "libres de palmure" est alors assez illusoire. Dans ces conditions, un dessin à la chambre claire fournit une information beaucoup moins biaisée que les méthodes de descrip-

Source : MNHN, Paris

tion habituelles. Ceux qu'on trouvera ici bénéficient d'un avantage supplementaire: ils ont été faits à partir de diapositives montrant des spécimens *appliqués sur une vitre* verticale (cette méthode simple permet aussi de constater les remarquables capacités d'écartement des doigts et des orteils chez les espèces étudiees, dont les doigts I et IV et les orteils I et V sont diamétralement opposables).

Données bio-acoustiques. – Les appels nuptiaux des trois espèces étudiées ont éte enregistrés à plusieurs reprises. Des sonagrammes en seront donnés dans un travail ultérieur plus synthétique. Dans ce qui suit, les donnees bio-acoustiques seront utilisées (1) pour l'établissement des *cartes de répartition*, suivant une méthode que j'ai exposée dans un des premiers numéros de cette revue (AMIET, 1983), et (2) pour definir le *cycle annuel d'activité vocale* des espèces, au moins dans certaines localités ayant fait l'objet de visites nombreuses et régulièrement réparties au cours de l'année.

Dans les deux cas, l'unité opérationnelle sera le "relevé auditif" ("aural record" des auteurs anglo-saxons), un relevé correspondant au repérage acoustique d'un ou plusieurs individus d'une espèce à un endroit et à une date donnés. Pour la mise en évidence des cycles d'activité vocale dans les localités de la région de Yaoundé (50 km de rayon autour de la ville), les données mensuelles ont été, en règle générale, obtenues pendant des années *différentes*; exceptionnellement, pour combler des deficits antérieurs, deux visites ont été faites le même mois d'une même année. Le nombre de "relevés auditifs" exploites ici s'eleve, pour les trois espèces confondues, à 201.

Les holotypes et la moitié des paratypes des espèces nouvelles ainsi que quelques spécimens d'*A. obstetricans* sont déposés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (numéros précédés par le sigle MNHN), les autres paratypes sont actuellement dans ma collection (sigle JLA). Les indications relatives au sexe, à la localité et à la date de capture ainsi qu'au biotope des spécimens camerounais étudies ont été regroupées en trois tableaux (tab. 1, 3-4). Les abréviations des dimensions mesurées sont indiquées dans la légende du tableau 2. On trouvera en Annexe 1 les noms des auteurs et les dates de création des espèces citées, et en Annexe 2 les coordonnees geographiques des localités camerounaises.

ETUDE DES ESPÈCES

Alexteroon obstetricans (Ahl, 1931)

Type. – Le type femelle de AHL est perdu. Un néotype a été designé par PERRET (1966), mâle de Foulassi, rivière Lobô, 1961, deposé au Museum d'Histoire naturelle de Geneve sous le numéro MHNG 995.48.

Matériel etudié. – Adultes: voir tableau 1. Autre materiel: têtards d'Ototomo (ponte du 9.III.73), 81 relevés auditifs, 34 diapositives.

Diagnose. – *Alexteroon* de taille superieure à celle des deux autres especes (moyenne pour 24 mâles: 28 mm), à livree dorsale presque entierement verte, sans patron dorsal net. Tranche externe des mains, des avant-bras et des pieds (tarses compris) carénee et munie de fortes excroissances étirees et aplaties dorso-ventralement, formant des franges tres apparentes.

Source : MNHN, Paris

Tableau 1 - *Alexteroon obstetricans*, références et origine du matériel étudié. JLA: numéro de collection de l'auteur; MNHN: numéro de collection des spécimens déposés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Sexe: M, mâle, F, femelle.

JLA	MNHN	Sexe	Localité, date	Altitude	Biotope
71.370	-	M	Ototomo, 12.III.71	Env. 750 m	Forêt, arbuste près rivière
71.313	-	M	Fopouanga, 28 III.71	Env. 700 m	Forêt, près rivière
71 314	1999.5572	M	Fopouanga, 28 III.71	Env. 750 m	Forêt, près rivière
71.315	-	M	Fopouanga, 28 III.71	Env. 700 m	Forêt, près rivière
71.316	1999 5573	M	Fopouanga, 28.III.71	Env 700 m	Forêt, près rivière
71.317	-	M	Fopouanga, 28.III.71	Env. 700 m	Forêt, près rivière
71.907	1999.5574	F	Fopouanga, 29.V.71	Env. 750 m	Forêt, près rivière
71.1080	-	M	Ototomo, 14.IX.71	Env. 750 m	Arbuste, rivière
72.147	-	M	Ototomo, 28.II.72	Env. 750 m	Forêt, bord rivière
72.148	1999.5575	M	Ototomo, 28 II.72	Env. 750 m	Forêt, bord rivière
72.149	-	M	Ototomo, 28.II.72	Env. 750 m	Forêt, bord rivière
72 387	-	M	Fopouanga, 28.III.72	Env. 750 m	Forêt, ruisseaux
72.388	-	F	Fopouanga, 28 III.72	Env. 750 m	Forêt, ruisseaux
72.451	-	M	Maholé, 28.V.72	Env. 350 m	Forêt, près rivière rocheuse
72 452	1999 5576	M	Maholé, 28.V.72	Env. 350 m	Forêt, près rivière rocheuse
73.170	-	F	Ototomo, 9.III.73	Env. 750 m	Buisson, rivière, avec ponte
73.190		M	Fopouanga, 27 III.73	Env. 750 m	Forêt, près rivière
73 194	-	M	Maholé, 28 III.73	Env. 350 m	Forêt, rivière
74.070	-	M	Esse, 13.III 74	600 - 650 m	Forêt, rivière
74.071	-	M	Esse, 13.III.74	600 - 650 m	Forêt, rivière
74 072	-	M	Esse, 13.III.74	600 - 650 m	Forêt, rivière
75.191	-	F	Edzomonn, 10.IV.75	650 - 700 m	Arbuste, rivière
76.099	-	M	Fopouanga, 14.IV.76	Env. 750 m	Forêt, arbuste, rivière
77 060		M	Zamakoé, 7 IV.77	650 - 700 m	Forêt, rivière
77.061	1999.5577	M	Zamakoé, 7.IV.77	650 - 700 m	Forêt, rivière
77 062	-	M	Zamakoé, 7 IV 77	650 700 m	Forêt, rivière
77.063	-	M	Zamakoé, 7.IV.77	650 - 700 m	Forêt, rivière
80 109	-	M	Ekomtolo 7.VII 80	450 500 m	Forêt, rivière

Région gulaire bordée d'une large bande juxtamandibulaire blanche ne s'étendant pas à la totalité de la gorge. Tégument dorsal des mâles portant de très petites spinules.

Habitus, tégument — Les 24 mâles du matériel étudié mesurent de 26,5 à 31 mm de longueur museau-anus (moyenne 28 mm, écart-type 1,36), ce qui les place, pour la taille, juste après les plus grands *Hyperolius*, tels que *riggenbachi*, *guttulatus* ou *phantasticus*.

Comme les deux autres espèces du genre, *A. obstetricans* a un habitus assez aplati dorso-ventralement, caractère particulièrement apparent quand l'animal est appliqué sur une feuille, où il ne forme qu'un faible relief (fig. 4c). Les membres sont minces et délés, les postérieurs relativement plus longs que chez la plupart des *Hyperolius*. La tête est modéré-

Source : MNHN, Paris

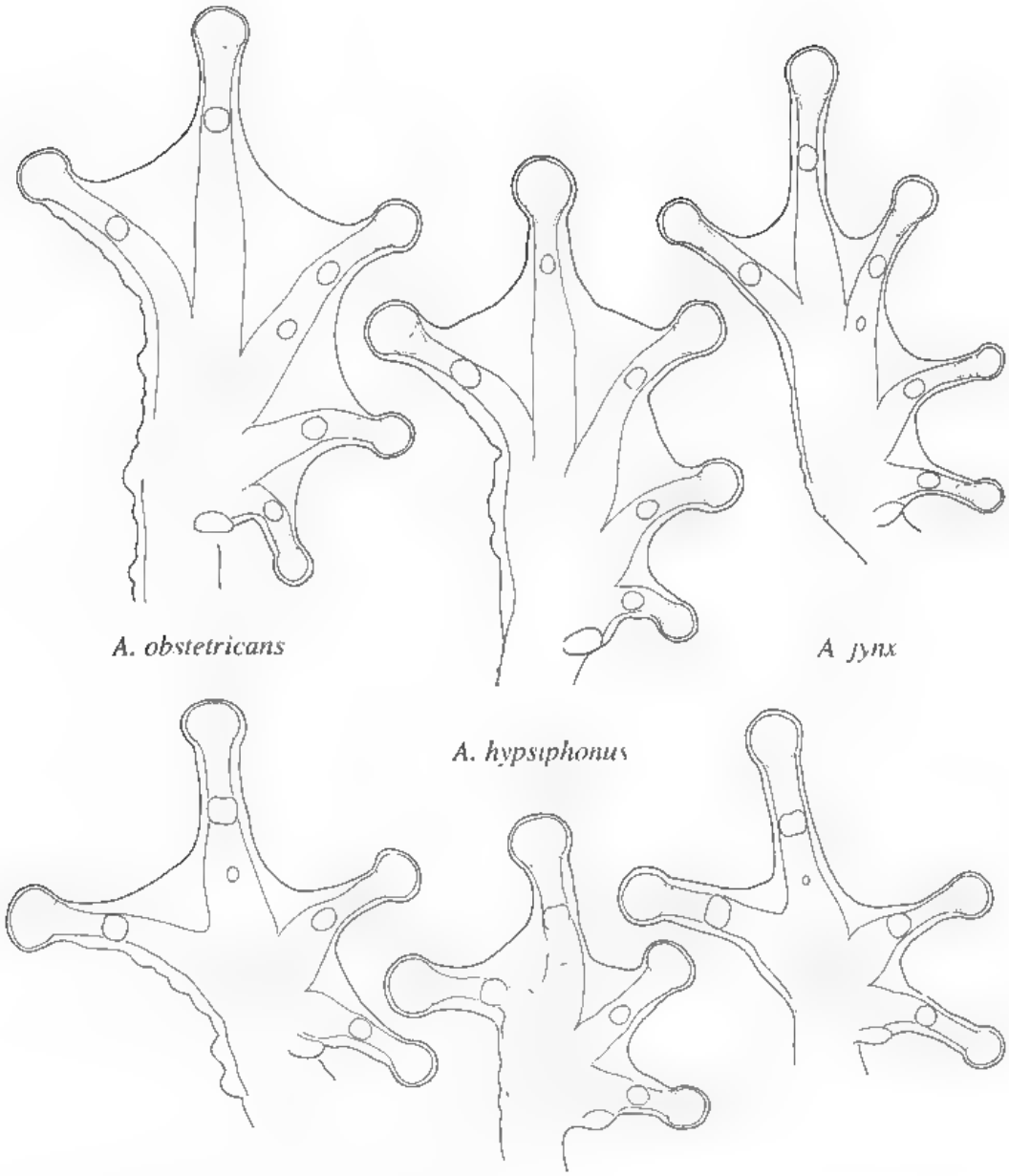


Fig. 1. – Pied et main d'*Alexteroon obstetricans*, *A. jynx* et *A. hypsiphonus*.

ment élargie : la moyenne du rapport T/L (voir tab. 2) est de l'ordre de 36,5 %, valeur nettement inférieure à celle de certains *Hyperolius* (*H. kuligae* : 39 %, *H. endjami* : 39,8 %), mais la grosseur des yeux la fait paraître plus large, impression accrue par la brièveté du museau (environ les 3/4 du diamètre oculaire). Celui-ci, vu de profil, a une extrémité subverticale, légèrement bombée, de dessus, son contour entre les narines est presque rectiligne, alors que les canthus, largement arrondis, dessinent entre la narine et l'œil une courbe concave laissant voir l'arc mandibulaire. Les narines sont largement écartées, l'espace internasal représentant à peu près le quart de la largeur de la tête, alors que l'espace interoculaire en représente le tiers.

Source : MNHN, Paris

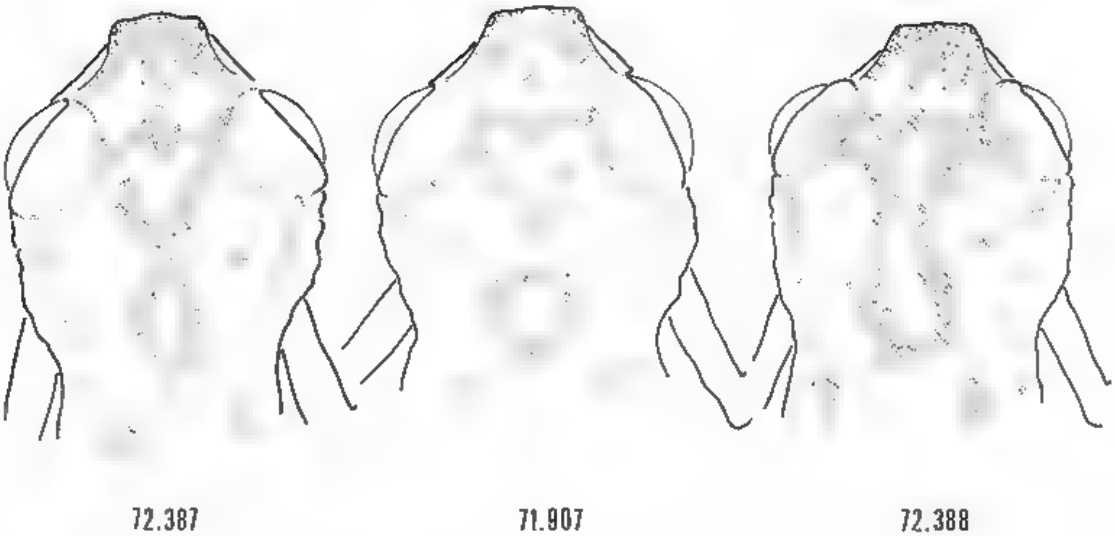


Fig. 2. – Maculation dorsale chez certains individus d'*Alexteroon obstetricans*.

Contrairement aux *Hyperolius*, les tympans sont bien apparents sur le vivant et sur les spécimens préservés correctement fixés, ils sont cependant petits, leur diamètre équivalant au cinquième du diamètre oculaire. La plupart des caracteristiques précédentes se retrouvera chez les deux espèces suivantes, pour lesquelles seront surtout mentionnés les quelques caractères différentiels par rapport à *obstetricans*.

Le tégument, sur toute la face superieure du corps et des membres, est finement granuleux. De plus, il est parsemé de très petits tubercules peu saillants, surtout perceptibles quand la peau est sèche (fig. 4b). Chez les mâles, ces tubercules portent d'infimes spinules incolores.

Le caractère le plus remarquable de l'espece est la présence de grosses protubérances étirées et comprimées dorso-ventralement, pigmentées de blanc, qui forment des franges sur la tranche externe des pieds, des avant-bras et des mains. Il y a des tubercules de même teinte, mais en majorité en cônes émoussés, sous l'anus, où ils sont très développes, ainsi que sous les talons. Des excroissances blanches, plus petites, se trouvent aussi sur tout le pourtour de la bouche, et en particulier au niveau des commissures. Dans ce qui suit, l'ensemble de ces excroissances sera appelé "excroissances peripheriques". Au repos, elles sont étroitement appliquées sur la feuille servant de support (fig. 4c). Elles constituent manifestement un "dispositif anti-ombre", comme il en existe d'autres exemples chez divers petits animaux de la forêt equatoriale dont la phase de repos, diurne, se deroule à découvert, sur des feuilles ou des ecorces.

Sur la face ventrale, le tégument est mince et transparent, sauf sur le pourtour de la gorge (voir ci après, "Region gulaire"). Il paraît lisse mais en realité il est finement et densement granuleux.

Membres, palmure. La main (fig. 1, 4c) est remarquable par sa palmure interdigitale relativement etendue, caractere qui se retrouve chez les autres especes d'*Alexteroon* et les

Source : MNHN, Paris

distingue de la plupart des *Hyperolius*. Cette palmure se prolonge le long des doigts jusqu'aux disques adhésifs, qui ne sont pas particulièrement grands; ceux des doigts II, III et IV sont plus larges que longs, alors que celui du doigt I est subcirculaire, voire un peu plus long que large. De même, les tubercules sous-articulaires sont modérément saillants, seuls les doigts III et IV en portent deux (encore que le proximal du doigt IV soit très discret), les distaux tendant à se dédoubler. La paume est munie de grosses granulations aplaties. La tranche externe de la main est bordée par la "frange" caractéristique de l'espèce, qui se poursuit jusqu'au disque du doigt IV.

La longueur des différents segments des membres postérieurs, rapportée à la longueur museau-anus, est intermédiaire entre les valeurs des deux autres espèces (tab. 2). La palmure pédieuse est relativement bien développée (fig. 1, 4e), moins échancrée entre les orteils que chez les *Hyperolius*. Les disques adhésifs, en revanche, sont petits, ceux des orteils III, IV et V étant seuls plus larges que longs. Les tubercules sous-articulaires sont peu saillants, au nombre de deux aux orteils III et IV, mais le tubercule proximal de l'orteil IV est très petit et se confond presque avec des granulations semblables à celles de la paume. Il y a un tubercule métatarsien externe étiré, environ deux fois plus long que large, et une légère excroissance correspondant à un tubercule externe. Comme pour le membre antérieur, la frange externe du pied se prolonge sur le cinquième orteil.

Livrée. *Sur le vivant*, la tonalité d'ensemble de la face dorsale est d'un vert généralement clair, parfois un peu assombri (fig. 4a-d). Cette pigmentation paraît due aux tissus sous-cutanés plutôt qu'au tégument lui même. Aux extrémités des doigts et des orteils, le vert passe au jaune.

Sur ce fond ne ressortent en plus foncé que les paupières, les canthus et l'extrémité du museau, plus ou moins fortement colorés de brun par des concentrations de chromatophores. Quelques petites taches brunes éparses s'observent aussi sur le dos et surtout sur les jambes et les tarses. Cette pigmentation sombre est plus marquée en livrée nocturne.

Fait intéressant, omis dans les descriptions précédentes (AMIET, 1972, PERRET, 1988), certains individus montrent un léger dessin dorsal, formé par un semis plus dense de chromatophores bruns, où l'on peut reconnaître une macule céphalique et une macule scapulaire (la signification de ces termes sera rappelée plus loin) réduites à leur contour (fig. 2). Il s'agit là - au même titre probablement que les petites taches des membres postérieurs - d'un rappel du patron hypérolien fondamental, et d'un argument en faveur du caractère apomorphe de la livrée "chlorophyllienne" de cette espèce.

Il y a d'autre part, sur toute la surface dorsale, une fine ponctuation blanche qui coïncide avec les petits tubercules tégumentaires. En situation éclairée et sèche cette ponctuation a tendance à s'étaler, sans toutefois masquer tout à fait la pigmentation verte foncière (fig. 4b). La coloration s'harmonise alors parfaitement avec les surfaces claires que les taches de soleil dessinent sur les feuilles à cuticule brillante, fréquentes dans la végétation du sous-bois en forêt équatoriale.

Un des traits les plus marquants du chromatisme d'*A. obstetricans* réside dans la coloration des "excroissances périphériques". Celles-ci sont en effet densément pigmentées de blanc pur, rarement de crème, qui les fait ressortir avec netteté sur la teinte verte du fond. La même coloration blanche se retrouve, dans une situation assez inattendue, sous forme de

Source : MNHN, Paris

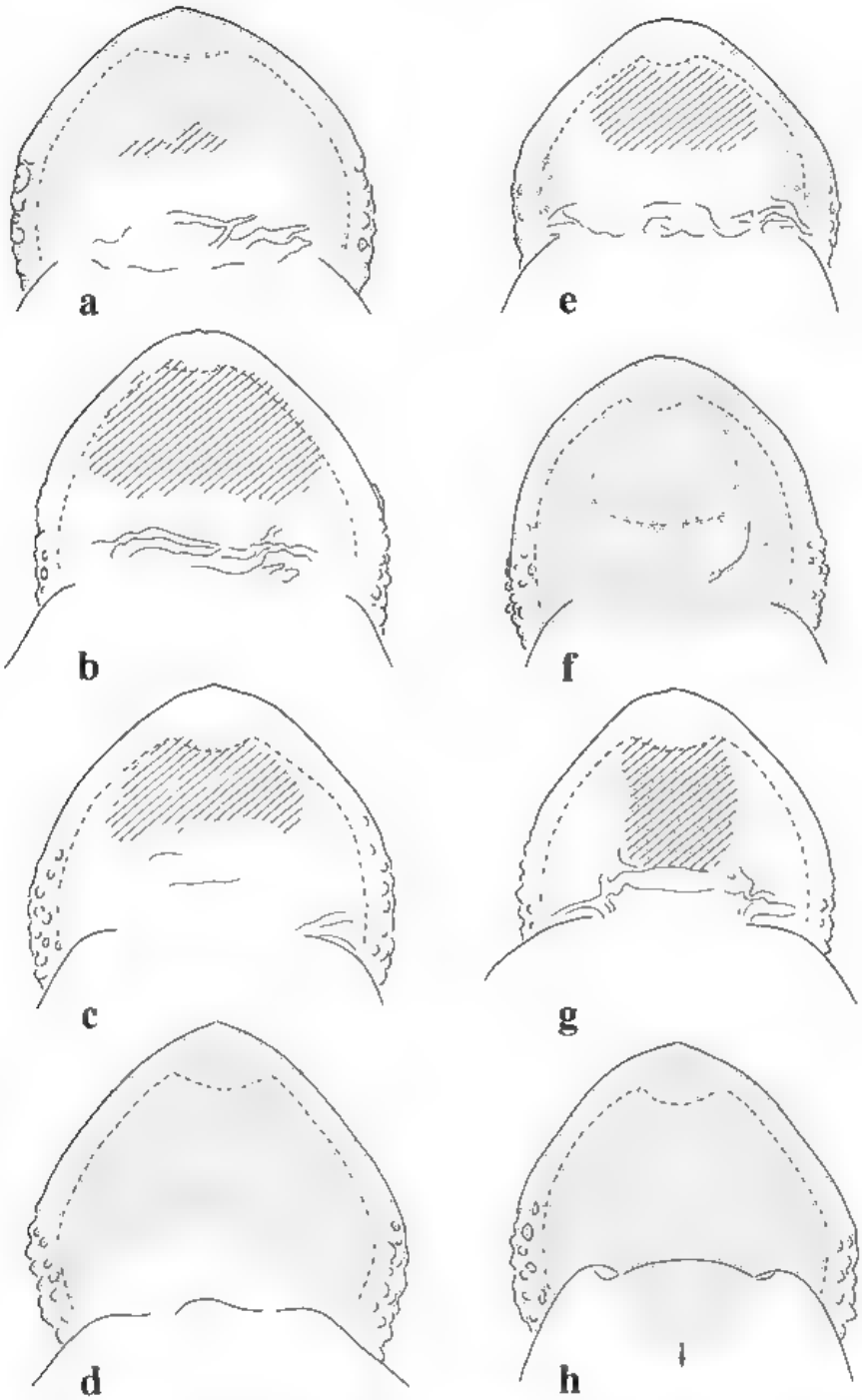


Fig. 3. — Différents aspects de la région gulaire chez les *Alexteroon*, schématisés d'après des cas réels : les hachures représentent la glande gulaire et le pointillé le pigment blanc opaque. *A. obstetricans*: a, mâle JLA 74.070; b, mâle JLA 71.315 (pigmentation blanche disparue); c, mâle JLA 77.062 (pigmentation blanche disparue); d, femelle JLA 75.191. *A. jynx*: e, mâle MNHN 1999.5561 (holotype). *A. hypsiphonus*: f, mâle MNHN 1999.5570; g, mâle MNHN 1999.5564 (holotype, pigmentation blanche en partie disparue); h, femelle JLA 80.128.

Source : MNHN, Paris

Fig. 4. – *Alexteroon obstetricans*: a, remarquer la position de la tête chez ce mâle de Fopouanga (28 III 71); b, livrée diurne, avec forte suffusion blanche de la région dorsale, chez un mâle de Fopouanga (28 III 71); c, chez ce mâle de Fopouanga (28 III 71) en attitude de repos, les franges et la région gulaire sont étroitement appliquées sur la feuille support; d, femelle de Fopouanga (29 V 71) dont les ovules sont visibles dorsalement à travers le tégument; e, face ventrale de la même, appliquée sur une vitre; f, face ventrale d'un mâle de Fopouanga (28 III 72) montrant les *linea masculina* et les viscères mais pas la glande gulaire, masquée par la bande blanche mandibulaire.

Source : MNHN, Paris

larges croissants bordant les membranes interdigitales, aussi bien aux pieds qu'aux mains. Cette pigmentation blanche ne se modifie pas en fonction des conditions ambiantes et, sur l'animal au repos dans son milieu naturel, elle reste paradoxalement peu apparente.

L'iris est de teinte argent, plus ou moins suffusé de brun en avant et en arrière de la pupille.

Le tégument ventral est en grande partie transparent, laissant parfaitement voir les masses musculaires, les viscères, les *linea masculina* chez les mâles et les ovules chez les femelles gravides (fig. 4e-f). La tonalite générale est un vert nuancé de jaune, passant au turquoise au niveau de la gorge et des articulations des membres. Sur ce fond, les zones colorées de blanc forment un contraste encore plus marqué que sur la face dorsale. En plus des excroissances périphériques et des palmures, déjà visibles de dessus, elles comprennent une zone pectorale d'un blanc nacré (en fait sous-tégumentaire) ainsi qu'une partie de la gorge (voir ci-après, "Région gulaire").

Les *spécimens préservés* ont une coloration presque uniformément blanc jaunâtre, mais les concentrations de chromatophores foncés restent perceptibles.

La région gulaire. – Elle mérite un traitement séparé pour cette espèce car: (1) les descriptions qui en ont été données auparavant (Amiet, 1972; Perrit, 1966, 1988) sont incomplètes et prêtent à confusion, (2) son aspect chez les mâles constitue un bon caractère discriminant par rapport au genre *Hyperolius*; (3) elle montre des différences spécifiques chez les trois espèces d'*Alexteroon*.

Sur le vivant, le dessous de la gorge est remarquable par le fort contraste qui existe, dans les deux sexes, entre une large bande blanche, opaque et finement réticulée, longeant l'arc mandibulaire, et le reste du tégument gulaire, mince, transparent et d'une belle couleur vert turquoise (fig. 3a-d, 4e-f).

La bande blanche ne doit pas, chez le mâle, être confondue avec la glande gulaire. Celle-ci, en effet, se situe *sous* le tégument. Alors que chez l'espèce suivante, dont la gorge est entièrement transparente, elle est visible, "en profondeur", dans sa totalité, chez *A. obstetricans* elle est presque entièrement masquée par la bande blanche juxta-mandibulaire. Toutefois, une partie de son bord postérieur est souvent apparente, sous forme de quelques fongosités jaunâtres (fig. 3a-c, 7b). Chez la femelle, la zone pigmentée de blanc peut être un peu plus étendue que chez le mâle.

Un autre caractère important est que la gorge du mâle ne montre aucun indice de l'existence du sac vocal. Celui-ci, comme chez les *Leptopelis*, n'apparaît que lors des émissions sonores. L'absence de tout plissement, longitudinal ou transversal, peut être constatée sur les figures 3f et 7b et se retrouve chez les deux autres espèces (fig. 7d, 9f).

Sur matériel fixé, la région gulaire peut présenter un aspect bien différent de celui qui vient d'être décrit, en raison de deux "artefacts" liés aux conditions de fixation.

(1) Le pigment blanc peut être détruit, ce qui laisse alors apparaître la glande gulaire (fig. 3b-c). Je me suis aperçu de ce phénomène en dessinant à la chambre claire la gorge de mes spécimens: chez certains, la glande gulaire était visible en totalité, alors que chez d'autres elle était plus ou moins cachée, comme sur le vivant, par la pigmentation blanche. Or, chez les premiers, toutes les autres parties teintées de blanc (excroissances périphériques, bord libre

Source : MNHN, Paris

des palmures) étaient elles aussi décolorées. Ce fait, il faut le souligner, ne peut être imputé à une variation nycthémérale de la livrée car toutes les observations (et les photographies) faites sur le vivant montrent que la pigmentation de ces parties n'est pas affectée par les conditions ambiantes.

(2) Des plis de forme et d'orientation très diverses peuvent apparaître sous la gorge des mâles (fig. 3a-c). Là encore, leur formation doit être imputée à la façon dont les specimens ont été fixés ou, plus probablement, sacrifiés. Ils traduisent la plus grande extensibilité du tégument gulaire des mâles et leur présence, mais non leur absence, peut être utilisée pour l'identification du sexe de spécimens fixés.

Les indications précédentes permettent de comprendre les hésitations de PERRET (1988) au sujet de l'interprétation de la région gulaire d'*A. obstetricans* "glande gulaire, poche vocale.. ; ces deux derniers caractères parfois absents!" (p. 40) et "Ces différences laissent perplexe s'il s'agit d'une même espèce" (p. 43). En fait, chez les trois espèces d'*Alexteroon*, les mâles ont bien une glande gulaire, mais située sous le tégument et plus ou moins visible suivant la pigmentation de ce dernier. De même, il y a un sac vocal, mais il n'est pas apparent *in vivo* et ne peut être décelé, de façon aléatoire, que sur des spécimens fixés.

Dimorphisme sexuel

Taille. – Malgré la forte disparité numérique des sexes dans le matériel étudié (24 mâles pour seulement 4 femelles), il semble que les deux sexes ne diffèrent pas par la taille (tab. 2), et même que les mâles (moyenne = 28,1 mm) aient un léger avantage sur les femelles (moyenne = 27,6 mm); 6 mâles sont de taille supérieure à la plus grande des femelles, toutes trouvées près d'une ponte ou gravides et donc sûrement adultes. On verra que la seule des deux autres espèces où des spécimens femelles soient disponibles montre aussi un très faible écart de taille entre les sexes, à l'avantage des femelles cette fois. Cette situation est bien différente de celle des *Hyperolius*, chez lesquels la femelle est en général plus grande que le mâle.

Sac vocal et glande gulaire. – Ces caractères ont été traités plus haut. Il faut préciser que chez tous les spécimens où elle est visible par suite de la destruction du pigment blanc la glande gulaire présente la même forme en trapèze à base légèrement échancrée. Un fait notable est son insertion très antérieure par rapport à celle des *Hyperolius*: dans certains cas, elle peut même s'insinuer entre la mandibule et le tégument qui la recouvre.

Lignes masculines. – Ces structures ("*linea masculina*"), signalées chez les mâles de nombreux Anoures et de fonction mal connue, sont ici parfaitement visibles *in vivo* grâce à la transparence de la peau. Caractère remarquable, et qui ne paraît pas encore avoir été relevé, des lignes semblables sont observables aussi sous le tégument *dorsal* (fig. 4a-b). L'opacification du tégument par la formaline et l'alcool les rend invisibles sur les spécimens fixés.

Glandes brachiales. – Des petits amas de cellules apparemment glandulaires sont visibles sur la face interne des membres antérieurs des mâles, depuis le poignet jusqu'à la racine du bras et même une partie de la poitrine. Il n'y a cependant pas de glandes pectorales proprement dites.

Source : MNHN, Paris

Spinosité cutanée. Sur le dessus du corps et des membres, de courtes spinules incolores surmontent les tubercules chez les mâles et donnent au tégument un contact finement râpeux. Cette spinosité manque chez les deux autres espèces du genre.

Vocalisations. Dans le fond sonore nocturne, souvent très "encombré" lors de ses périodes de reproduction, les appels d'*A. obstetricans* peuvent être difficiles à repérer. Ils consistent en séries de "tuk" émis lentement. Ces séries sont répétées 5 ou 6 fois, et suivies de périodes de silence pouvant atteindre la quinzaine de minutes. Les manifestations vocales d'*A. obstetricans* sont d'autant plus discrètes que les mâles sont dispersés, et se répondent sans constituer de chœurs.

Têtard. – Le têtard d'*A. obstetricans* (AMIET, 1974*a*), atteignant tout au plus 28,5 mm de long, a un habitus bien différent de celui des têtards d'*Hyperolius*. Le corps, petit par rapport à la queue, représente seulement un tiers de la longueur totale, il est déprimé dorso-ventralement et élargi vers l'arrière, avec un museau largement arrondi, des yeux dorso-latéraux et un spiracle en cône aplati sur le flanc gauche. La queue est assez peu élevée, brièvement rétrécie à son extrémité et sa membrane dorsale débute très en arrière de sa base.

Plus encore que par son habitus, ce têtard se sépare de tous les têtards connus d'*Hyperolius* par la possession de *deux* rangées de denticules cornés au-dessus de la bouche, une supérieure continue et une inférieure interrompue par la pièce dorsale du bec; il y a trois rangées de denticules sous la bouche, comme chez les *Hyperolius*. Ces derniers, malgré la grande diversité morphologique et étho-écologique des adultes, sont remarquables par la stabilité de la formule dentaire des têtards, qui ont toujours *une seule* rangée de denticules au-dessus de la bouche. La divergence dans la formule dentaire du têtard d'*A. obstetricans* apparaît donc comme un fait évolutif notable, évoqué dès sa description, et qui sera confirmé plus loin par la description du têtard d'une des deux espèces nouvelles.

Distribution. Ecologie. La présence d'*A. obstetricans* a été constatée, visuellement et/ou auditivement, dans 32 carrés, tous situés dans une "enveloppe" constituée par la limite de la forêt dense (carte fig. 5). Des galeries forestières, trop étroites pour être figurées, la prolongent vers le nord jusqu'au 7e parallèle: *A. obstetricans* n'y a pas été trouvé, et paraît même manquer dans les grandes avancées de forêt mésophile des régions de Bélabo et de Ngila.

Les carrés se répartissent, de façon assez irrégulière, depuis la région de Moloundou dans le sud-est du territoire jusqu'à la région de Mamfe à l'ouest. Il est possible que la lacune importante visible sur la carte (coïncidant avec la basse vallée de la Sanaga) représente une réelle discontinuité de l'aire de répartition, car j'ai fait de nombreuses prospections dans ce secteur sans jamais entendre *A. obstetricans*. Prise dans son ensemble, son aire camerounaise de répartition s'étend sur une petite partie du bassin zaïrois (SE du territoire), sur le Plateau sud camerounais, sur la plaine littorale (au moins au pied des reliefs de la Dorsale camerounaise) et sur la cuvette de Mamfe qui la prolonge.

Dans ce domaine, la végétation naturelle est constituée par divers types de forêt, soit sempervirente, soit semi-décidue, qui rentrent tous dans l'étage planitaire, dont la limite supérieure se situe aux environs de 1000 m (plus ou moins en fonction des facteurs climatiques locaux). *A. obstetricans* ne paraît pas occuper toute la tranche d'altitude correspondant à cet étage car les points où il a été repéré se situent en-dessous de 800 m, pourtant, au moins dans l'ouest du Cameroun, des biotopes apparemment propices existent entre cette altitude et la

Source : MNHN, Paris

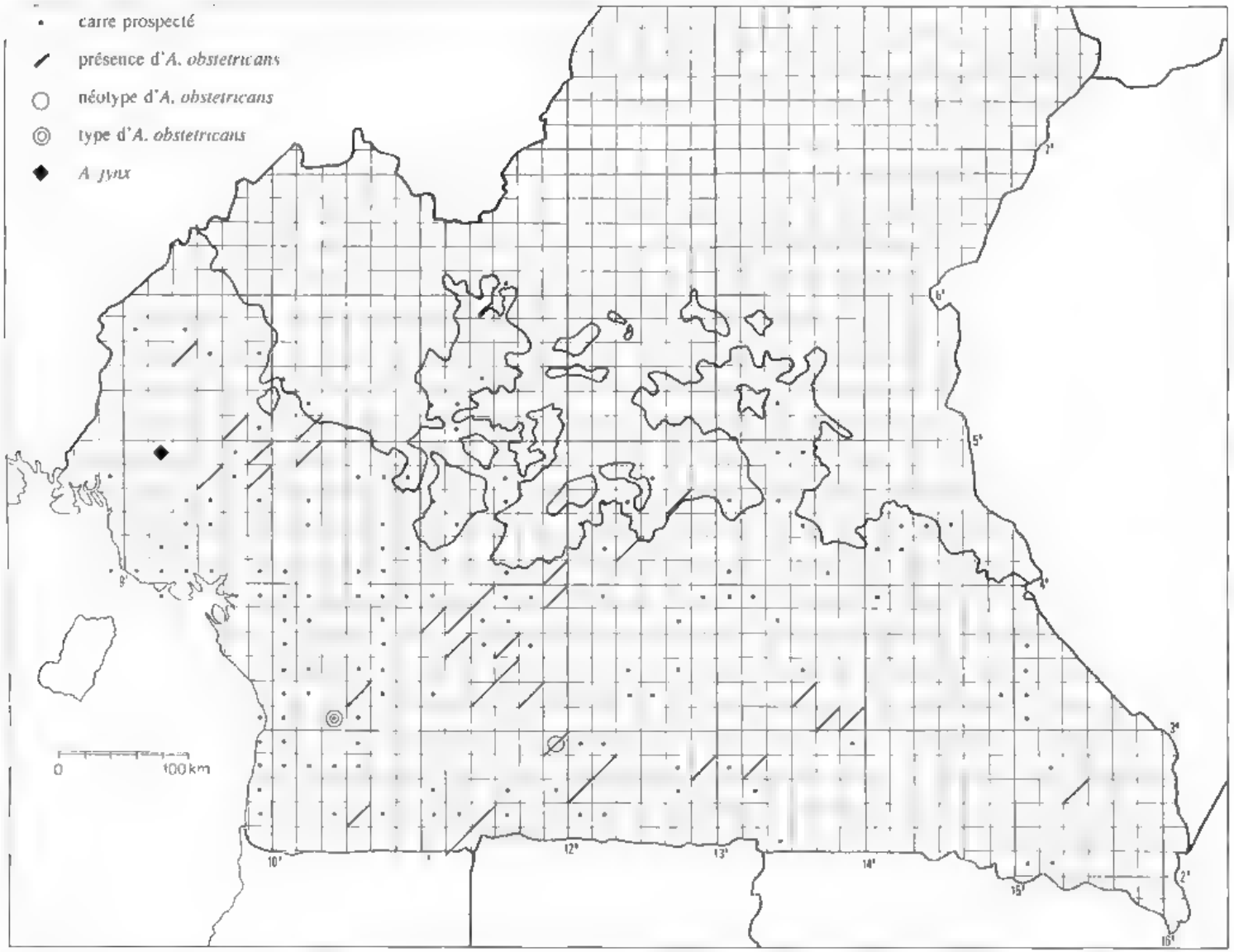


Fig 5 Carte du Cameroun au sud du 8e parallèle montrant la distribution d'*Alytes cisternasii obstetricans* et *A. jynx*. Seuls ont été signalés les carrés prospectés dans le domaine de la forêt dense, dont la limite nord est représentée par un trait continu

Source : MNHN, Paris

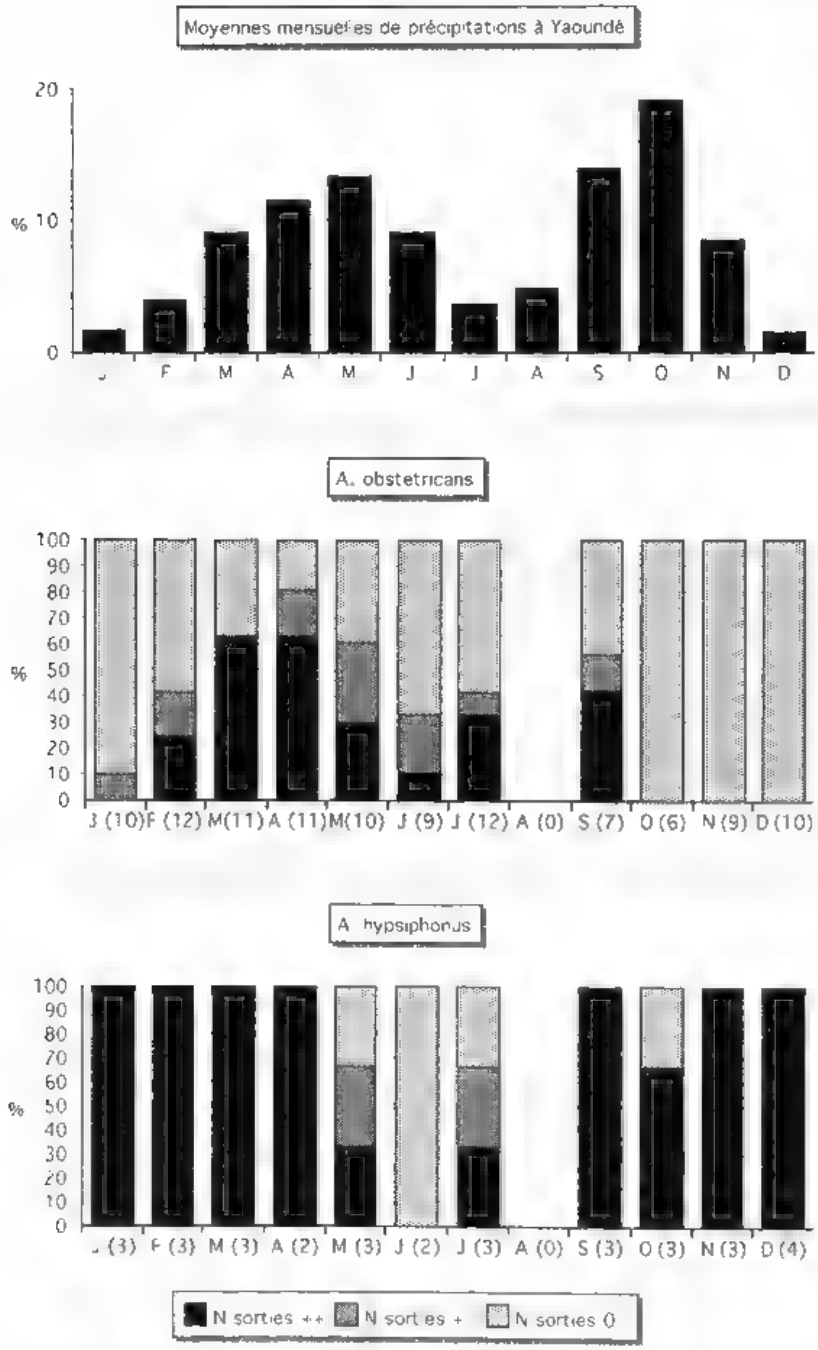


Fig. 6. Cycle annuel d'activité vocale d'*Alexteroon obstetricans* et *A. hypsiphonus* dans la région de Yaoundé. Le chiffre entre parenthèses après l'abréviation du mois correspond au nombre de sorties effectuées dans le mois; N sorties ++, nombre de sorties ayant permis de relever une activité vocale normale, +, activité faible (un seul individu actif ou quelques mâles émettant quelques notes isolées), 0, activité nulle. Les données pluviométriques, exprimées en pourcentage du total annuel moyen pour une période de 30 ans (1587 mm), sont empruntées à SUCHEL (1972).

Source : MNHN, Paris

Tableau 2. Taille et rapports morphométriques chez les *Alexteroon*. L, longueur du corps du bout du museau à l'entrejambe; T, plus grande largeur de la tête; C, longueur de la cuisse, de l'entrejambe au genou; J, longueur de la jambe, du genou au talon; P, longueur du pied, du talon à l'extrémité de l'orteil IV. *n*, effectif de l'échantillon mesuré i, individus; m, mâles; f, femelles. En chiffres romains maigres valeur moyenne, suivie par l'écart-type. Valeurs extrêmes un seul minimum et un seul maximum sont donnés pour chaque caractère, pour les deux sexes confondus; les chiffres italiques maigres indiquent les valeurs minimales et maximales observées dans le sexe mâle, les chiffres romains gras indiquent les valeurs minimales et maximales observées dans le sexe femelle.

Espèce	*n*	L	T/L	C/L	J/L	P/L
	26 i	*26,5 - 31*	*33,9 - 39,3*	*48,8 - 56,6*	*51,6* - **59,2**	*70,3 - 80,3*
A. obstetricans	24 m	28,1 ± 1,36	36,3 ± 1,63	51,7 ± 1,82	55,4 ± 1,94	74,3 ± 2,75
	4 f	27,6 ± 0,95	36,7 ± 1,82	51,6 ± 1,58	55,7 ± 2,52	73,3 ± 1,75
	17 i	*24* - **28**	*33,3* - **38,4**	**46,4** - *51,9*	**50** - *56*	**64,8** - *75*
A. hypsiphonus	9 m	25,6 ± 0,90	35,3 ± 1,48	50,2 ± 1,25	53,7 ± 1,63	71,8 ± 1,83
	8 f	27,3 ± 0,52	35,8 ± 1,14	49,3 ± 1,93	52,9 ± 2,02-	69,4 ± 3,31
A. jynx	5 m	*23 - 24,5*	*35,4 - 39,6*	*52,3 - 58,3*	*54,1 - 60,4*	*71,4 - 79,1*
		23,8 ± 0,57	37,4 ± 1,59	54,2 ± 2,66	57,8 ± 2,31	76,1 ± 3,06

limite inférieure de l'étage submontagnard. Ce constat conduit à supposer que la température est un facteur limitant important dans la distribution verticale de l'espèce.

Je n'ai jamais entendu *A. obstetricans* en dehors du couvert forestier car les mâles émettent leurs appels auprès de rivières trop étroites pour entraîner une discontinuité de la canopée. Sur le Plateau, ces rivières coulent le plus souvent sur un fond de sable et de gravier et sont légèrement teintées de brun par les tanins. Dans l'ouest, au relief plus accidenté, le fond peut être rocheux et le courant plus vif, sans être torrentueux. Dans tous les cas, il s'agit de cours d'eau limpides et bien aérés, pourvus d'anses, de petits bras morts, de zones calmes, où peuvent s'accumuler les feuilles mortes.

La distribution d'*A. obstetricans* est remarquable par son caractère imprévisible, l'espèce pouvant manquer dans des secteurs où, apparemment, toutes les conditions favorables sont réalisées et où existent les espèces qui lui sont habituellement associées. C'est ainsi que je n'ai jamais relevé sa présence dans la batrachofaune très riche de deux localités de la région de Yaoundé qui ont été visitées chaque mois (sauf en août) pendant 14 ans. Cette particularité est probablement à l'origine de la relative dispersion et du nombre assez faible des carrés où l'espèce a été relevée.

Hors du Cameroun, *A. obstetricans* a été signalé en Guinée Equatoriale continentale (DE LA RIVA, 1994). Sa présence dans le sud-est et le sud du territoire permet de supposer que son aire de répartition englobe aussi tout ou partie de la RCA, du Congo et du Gabon, vers

Source : MNHN, Paris

l'ouest, au Nigeria, elle doit atteindre la région des Oban Hills, à faune typiquement "camerounaise".

Ethologie Les comportements non liés à la reproduction ont fait l'objet de très peu d'observations. Les plus intéressantes concernent la position de repos, dans laquelle plusieurs éléments concourent à faire de l'animal une simple excroissance de la feuille sur laquelle il est posé (fig. 4c). l'attitude, corps très aplati, gorge appliquée sur le limbe, yeux clos et membres repliés; les franges, atténuant l'ombre portée; la coloration verte, qui, sous un rayon de soleil tombant de la voûte, peut se nuancer de blanc et imiter les effets de brillance sur la cuticule de la feuille-support (fig. 4b).

Chez l'animal actif, une attitude dont la signification n'apparaît pas a été observée plusieurs fois: la tête est relevée vers le haut, formant avec le corps un angle qui peut être encore plus marqué que sur la figure 4a. Ce comportement se retrouve aussi chez l'espèce suivante, mais je ne l'ai pas observé chez les *Hyperolius*.

En période d'activité vocale, les postes de chant des mâles se situent au-dessus de l'eau ou à quelques mètres de distance de la rivière. Des mâles en train de chanter ont été trouvés vers 2 m de hauteur, mais les appels sont en général émis plus haut, jusque vers 5 m environ. Il n'y a jamais de "chœurs" les mâles sont disséminés le long du cours d'eau, souvent à plusieurs dizaines de mètres de distance les uns des autres, et se "répondent" de proche en proche.

En ce qui concerne le comportement de garde des œufs par la femelle (fig 7a), il n'y a pas eu d'observations postérieures à celles que j'ai déjà rapportées (Amiet, 1974*a*, 1991) Je rappellerai seulement que la ponte observée, comprenant une cinquantaine d'œufs vert pâle, était déposée sur une feuille surplombant l'eau d'environ 1,5 m Dans la journée, la femelle se tient à proximité de la ponte, alors quelle se place dessus pendant la nuit (la femelle de *Phrynodon sandersoni*, espèce sans affinités avec les Hyperoliidae, présente le même cycle nycthéméral dans son comportement de garde des œufs: Amiet, 1981) Les mouvements de ratissage de la ponte qu'elle effectue alors avec ses membres postérieurs sont probablement destinés à faciliter l'expulsion des têtards hors de la gelée qui les entoure.

Cycle annuel d'activité vocale. Parmi les diverses localités de la région de Yaoundé ou l'activité vocale des Anoures a fait l'objet de relevés réguliers, trois, Ototomo, Zamakoé et Edzomonn, hébergeaient *A obstetricans*. Le graphique de la figure 6 représente, pour chaque mois, le pourcentage des visites ou l'espèce a été entendue par rapport au nombre de visites effectuées dans ces localités. Il permet de reconnaître un cycle bimodal, d'un type fréquent chez les espèces sylvicoles de la région de Yaoundé.

Ce cycle débute en pleine saison sèche par une activité sporadique en janvier et février Il culmine très rapidement en mars et surtout avril, mois où l'espèce a été entendue lors de presque toutes les visites; ce maximum correspond à la première moitié de la petite saison des pluies. En mai, mois le plus arrosé de cette première saison pluvieuse, l'activité vocale connaît un rapide déclin, probablement parce que les reproductions sont alors terminées. La modeste activité de juin est difficile à interpréter: activité résiduelle du cycle précédent, ou prémices du cycle suivant? Chez beaucoup d'espèces sylvicoles, il y a un arrêt complet de l'activité vocale en juin, qui est l'un des "mois creux" du cycle circannien. En juillet la reprise est très nette et il est probable que le maximum de cette seconde phase se situe en août: c'est alors la "petite saison sèche", dont les caractéristiques météorologiques sont très variables suivant les années

Source : MNHN, Paris

Fig. 7. *Alexteroon obstetricans* (a-b) et *A. jynx* (c-g). a. femelle d'*A. obstetricans* gardant sa ponte (Ototomo, 9 III 73). b. chez ce mâle d'*A. obstetricans* photographié à Zamakoé (7 IV 77), la partie postérieure de la glande gulaire, jaunâtre, dépasse légèrement de la bande blanche mandibulaire (l'animal devait être en train de chanter avant la prise de vue car des bulles d'air sont encore visibles dans le sac vocal). c. mâle d'*Alexteroon jynx* de Betenge (23-28 XII 81) en livrée diurne. d. chez ce mâle d'*A. jynx* de Mofako (27 XII 81), la pigmentation blanche gulaire limitée à quelques points permet d'observer la glande gulaire. e. mâle d'*A. jynx* de Mofako (27 XII 81) en livrée nocturne, montrant une esquisse de macules dorsales (céphalique et scapulaire) et de bandes transverses sur les jambes. f. même spécimen qu'en e, vu de profil. g. même spécimen qu'en c, vu de profil. chez ces deux individus, le faible développement des franges est bien visible, ainsi que les *linea masculina* (?) dorsales.

Source : MNHN, Paris

mais où il y a toujours une baisse des précipitations, un faible ensoleillement et une hygrométrie supérieure à celle de la grande saison sèche. La seconde phase d'activité s'achève abruptement en septembre: aucun appel n'a été entendu en octobre, mois qui correspond dans la dition au maximum annuel de précipitations. En novembre, où débute la grande saison sèche, et en décembre, l'espèce est totalement silencieuse.

Le fait que la première période d'activité débute dans une ambiance très sèche, alors que la seconde commence alors que l'humidité atmosphérique est très élevée et les précipitations fréquentes, témoigne d'une certaine indépendance du cycle d'activité vocale à l'égard des facteurs climatiques. La décroissance de l'activité vocale en mai et son arrêt en octobre, donc pendant les deux maxima annuels de précipitations, est aussi un caractère remarquable de ce type de cycle.

Les relevés auditifs effectués sur le reste du territoire camerounais sont plus difficiles à exploiter pour diverses raisons, en particulier un déficit de prospections de septembre en novembre dû aux impératifs du début de l'année universitaire. Pour la période de janvier à juin, la répartition mensuelle des relevés, traduite en pourcentage du total des relevés positifs effectues durant la même période, conduit à un resultat semblable à celui de la region de Yaoundé, avec un maximum plus nettement marqué en mars (fig. 12).

Alexteroon jynx n. sp.

Matériel étudié.

Holotype – Mâle de Betenge (Cameroun), 23 decembre 1981 (MNHN 1999 5561) Mensurations en mm longueur museau-anus 24; plus grande largeur de la tête en arrière des yeux 9, longueur de la cuisse de l'entrejambe au genou 13; longueur de la jambe du genou au talon 14,5, longueur du pied du talon à l'extrémité de l'orteil IV 18; longueur de l'avant-bras du coude au poignet 6, longueur de la main du poignet à l'extremité du doigt III 7,5, diamètre de l'œil 4; distance œil-narine 3, espace entre les narines 3; espace interoculaire 4; plus grand diametre du tympan 0,5 Livrée dorsale: uniformément de teinte ivoire (alcool), canthus bruns, quelques points brunâtres sur le corps et les membres. Region gulaire fig 3e.

Paratypes. – Voir tableau 3

Autre matériel. – 15 diapositives; 2 relevés auditifs.

Tableau 3. *Alexteroon jynx*: références et origine de l'holotype (marqué *) et des paratypes. JLA, numéro de collection de l'auteur, MNHN, numéro de collection des spécimens déposés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris Sexe: M, mâle.

JLA	MNHN	Sexe	Localité, date	Altitude	Biotope
81.210*	1999.5561*	M	Betenge, 23.XII.81	Env. 930 m	Arbres rivière
81.211	-	M	Betenge, 23.XII 81	Env. 930 m	Arbres, rivière
81 212	1999 5562	M	Betenge, 23 XII 81	Env. 930 m	Arbres, riviere
81 213	-	M	Betenge, 23 XII 81	Env 930 m	Arbres rivière
81 209	1999 5563	M	Mofako, 23 XII 81	Env 1050 m	Arbres, rivière

Source : MNHN, Paris

Etymologie – Espèce ainsi nommée par assimilation au Torcol, *Jynx torquilla*, oiseau connu pour sa capacité de tourner la tête en tous sens, allusion au fait que cet *Alexteroon* peut relever fortement la tête (voir ci-après "Ethologie")

Diagnose – *Alexteroon* ayant le même habitus et la même coloration "chlorophyllienne" que *A. obstetricans*, mais plus petit (d'environ 0,5 cm), dépourvu de franges sur la tranche externe des avant-bras et des tarses et à region gulaire entièrement transparente à l'exception de petites mouchetures blanches mandibulaires. Tégument sans spinulation chez les mâles.

Habitus, tégument. – Par son aspect général, cette espèce ressemble beaucoup à *A. obstetricans* mais elle est plus petite: la moyenne des distances museau-anus pour les 5 mâles récoltés est de 23,8 mm (contre 28,1 mm pour les 24 mâles d'*obstetricans*) et le plus grand mâle mesure 2 mm de moins que les plus petits mâles d'*obstetricans* (tab. 2).

La tête, modérément élargie, présente les même caractéristiques que celle d'*A. obstetricans*: museau plus court que le diamètre de l'œil, à extrémité très déclive et un peu bombée vue de profil, tronquée vue en plan, les narines largement écartées, l'espace qui les sépare représentant à peu près le quart de la largeur de la tête. Les yeux, bien saillants, sont séparés par un espace qui équivaut au tiers de la largeur de la tête. Les tympans, à peine discernables, sont nettement plus petits que chez les deux autres espèces (1/10 du diamètre oculaire)

Le tégument, mince et translucide, porte sur la face dorsale de nombreux petits tubercules mousses inégaux et irrégulièrement disperses sur un fond finement granuleux, cette micro-tuberculation est plus apparente en livrée diurne, quand le tégument est sec. Les cinq mâles étudiés, capturés en période d'activité vocale, ne présentent aucune trace de spinulation

Les "excroissances périphériques" sont beaucoup moins développées que chez *A. obstetricans*. Celles des commissures buccales, de la zone sous-anale et des talons sont de simples verrucosités, surtout apparentes en raison de leur coloration blanche. Caractère diagnostique important, les tarses et les avant-bras ne sont pas frangés, leur tranche externe montrant tout au plus quelques petits tubercules semblables à ceux du dos, plus ou moins alignés.

Membres, palmure – Comme le montre la figure 1, la main est moins amplement palmée chez *A. jynx* que chez les deux autres espèces, en particulier entre les doigts III et IV. Les doigts sont plus longs et plus minces, et leurs disques adhésifs sont peu élargis. Les tubercules sous-articulaires, peu marqués, sont semblables à ceux d'*A. obstetricans*. Sur le bord externe de la main, il y a seulement un bourrelet peu saillant mais pas de pli cutané, celui-ci n'est développé que sur le doigt IV. La tranche externe de l'avant-bras n'est pas frangée mais munie de petits tubercules.

Les différents segments du membre postérieur sont proportionnellement plus longs que chez les deux autres espèces (tab. 2). En revanche, la palmure pédieuse est moins étendue (fig. 1), ce qui accentue l'impression de longueur donnée par les orteils. Les disques adhésifs, encore moins élargis qu'aux mains, sont presque circulaires. Les tubercules sous-articulaires proximaux des orteils III et IV sont petits et se confondent avec de grosses granulations plantaires aplaties. Sur la face externe du pied, il y a un pli cutané plus étendu que sur la main puisqu'il atteint le niveau de l'articulation tarso-métatarsienne, mais il ne se prolonge pas sur le tarse, son bord externe légèrement sinué et quelques traces de pigment blanc suggèrent, en plus modeste, les franges des deux autres espèces.

Source : MNHN, Paris

Livrée. – La face dorsale est d'un vert feuille clair, avec une discrète maculation brune, plus apparente en livrée nocturne, tout à fait semblable à celle d'*A. obstetricans*, paupières supérieures et région canthale d'un brun cuivreux, quelques gros points subcirculaires noirâtres sur les membres et l'arrière du dos, et esquisse d'une macule céphalique et d'une macule scapulaire, limitées à leur seul contour, roussâtre (fig. 7c, e-g). Cette maculation s'estompe en livrée diurne, où ne subsiste qu'un assombrissement canthal. La teinte verte foncière apparaît alors piquetée de nombreuses petites mouchetures blanches coïncidant avec la microtuberculation tégumentaire.

Au-dessus de la bouche, sous les yeux, sur la face externe des avant-bras et des pieds, sur les talons et sous l'anus s'observent aussi des petits tubercules blancs, correspondant aux "excroissances périphériques" d'*A. obstetricans*. Leur pigmentation, contrairement à la ponctuation dorsale, ne subit pas de variations nycthémérales.

A l'exception d'une tunique conjonctive blanche masquant le cœur et les poumons, le tégument ventral, entièrement transparent, laisse voir les organes sous-jacents (fig. 7d). Les parties musculaires sont colorées en vert et passent au turquoise au niveau des articulations et sous la gorge; le dessous des pieds et des mains est nuancé de jaune.

Sur le vivant, l'aspect de la région gulaire (fig. 3e, 7d) permet de séparer facilement *A. lynx* et *A. obstetricans*. Chez le premier, le pourtour de la gorge ne montre en effet qu'un semis de taches punctiformes blanches, dispersées le long de l'arc mandibulaire mais plus denses au niveau des commissures. Tout le reste du tégument gulaire étant transparent, il est facile de reconnaître, sous la peau, une zone jaunâtre, à contour un peu flou, correspondant à la glande gulaire. Celle-ci a la même forme en trapèze et la même situation très antérieure que chez *A. obstetricans*.

Dimorphisme sexuel. – Faute de femelles dans le matériel étudié, seuls peuvent être indiqués les caractères sexuels secondaires des mâles. (1) présence d'une glande gulaire, (2) sac vocal non visible extérieurement au repos sur le vivant, mais dont la présence peut se manifester chez les spécimens fixés par quelques plis irréguliers; (3) glandes brachiales sur la face interne du membre antérieur, débordant sur la région pectorale, (4) *linea masculina* ventrales et dorsales. Il n'y a pas de spinulation tégumentaire chez le mâle.

Vocalisations. – Les appels d'*A. lynx*, constitués de notes isolées, émises assez irrégulièrement, pourraient être confondus avec ceux de divers *Hyperolius*. Ce sont des "klik" à tonalité assez mate qui, sur une première impression, m'avaient orienté vers *Hyperolius concolor*. La nature du milieu d'où provenaient les appels (frondaisons bordant des eaux vives), incompatible avec l'écologie de ce dernier, m'a incité à en rechercher les auteurs, ce qui a conduit à la découverte de cette espèce.

Distribution. Ecologie. – Contrairement aux deux autres espèces d'*Alexteroon*, largement répandues dans la zone forestière camerounaise, *A. lynx* n'a été trouvé qu'en deux points distants de 6 km à vol d'oiseau et proches des villages de Betenge et Mofako. Situées sur les contreforts orientaux des Monts Rumpi, ces deux localités sont dans le sud-ouest du Cameroun, à une trentaine de km au NW de Kumba (carte fig. 5).

Dans le site de Betenge, entre 800 et 850 m d'altitude, la faune compagne est encore nettement planitiaire, avec des espèces endémiques du SW du Cameroun (*Ammirana asper*

Source : MNHN, Paris

rima, *Conraua robusta*, *Petropedetes cameronensis*) ou communes sur le pourtour de la plaine littorale (*Bufo latifrons*, *Trichobatrachus robustus*). A Mofako, situé plus haut (entre 1000 et 1050 m), la batrachofaune est très representative de la transition vers l'etage submontagnard, avec déjà plusieurs espèces orophiles ou paramontagnardes telles que *Werneria preussi* et *W tandyi*, *Wolterstorffina parvipalmata*, *Phrynobatrachus cricogaster* et *P werneri*, *Cardioglossa venusta*, *Leptodactylodon bicolor*.

Bien qu'il ait été trouvé à plus haute altitude que les deux autres espèces d'Alexteroon, je ne pense pas qu'*A. jynx* soit un orobionte. Si c'était le cas, il aurait dû être plus abondant à Mofako qu'à Betenge et, surtout, il aurait dû être trouvé dans les massifs montagneux proches des Monts Rumpi, le Mont Manengouba en particulier. Il est plus probable qu'il s'agit d'une espece planitiaire endémique du sud-ouest du Cameroun et restee ignorée en raison de la localisation et de la faible densité de ses populations. Une extension de son aire de repartition jusqu'à la région d'Osomba au Nigeria ("Oban Hills") est vraisemblable.

Ethologie. – Les postes de chant se trouvent dans des masses de feuillages, pres de rivières larges mais peu profondes, aux eaux limpides et vives coulant *à découvert* sur des fonds rocheux. Ce comportement rapproche *A jynx* de l'espèce suivante. Toutefois, les individus entendus chantaient beaucoup moins haut et ont, de ce fait, été assez faciles à atteindre.

Mes notes de terrain mentionnent "toujours vu la tête levee vers le haut, presque à angle droit". Cette capacité à lever la tête existe aussi chez *A obstetricans*, comme le montre la figure 4a. Les individus captures ont tous été repérés auditivement, mais avaient cessé de chanter lorsque je les ai trouves. Cette position de la tête leur avait elle permis de gonfler leur sac vocal tout en restant appliqués sur la feuille-support, contrairement aux autres ranettes qui choisissent leurs emplacements de chant en conséquence, ou se soulèvent plus ou moins sur leurs membres pour laisser place au sac vocal? Si cette hypothèse se vérifiait, il s'agirait d'une particularité comportementale sans équivalent chez les autres ranettes camerounaises.

Cycle annuel d'activité vocale. – Il reste à définir mais il est significatif de relever que, à Betenge, les mâles étaient bien actifs à la fin de decembre, *en pleine saison sèche*. Là encore, il y a une similitude avec l'espèce suivante qui, contrairement a *A obstetricans*, est très active en saison sèche.

Discussion. – Par son habitus et sa livrée, *A jynx* ressemble beaucoup a *A obstetricans*, dont il paraît être un "modèle reduit". Sa localisation (au moins dans l'etat actuel des connaissances!) à l'ouest de l'aire d'*A obstetricans* pourrait suggérer qu'il n'est qu'une sous-espece "périphérique" de ce dernier. A l'encontre de cette hypothese il faut relever que, entre les points les plus rapproches ou ils ont ete trouves, il y a seulement 40 km à vol d'oiseau et aucune discontinuité geographique ou ecologique majeure. On ne peut pas imaginer que, sur une aussi courte distance, il puisse y avoir une modification *simultanée* de la taille, du relief tegumentaire (franges), des caracteres chromatiques (pigmentation de la region gulaire), des vocalisations, de la situation des postes de chant etc. Le statut specifique des deux taxons ne paraît donc pas contestable, et il est même probable que des recherches ultérieures montreront un chevauchement partiel de leurs aires de répartition, au lieu de la parapatrie actuellement reconnue.

Source : MNHN, Paris

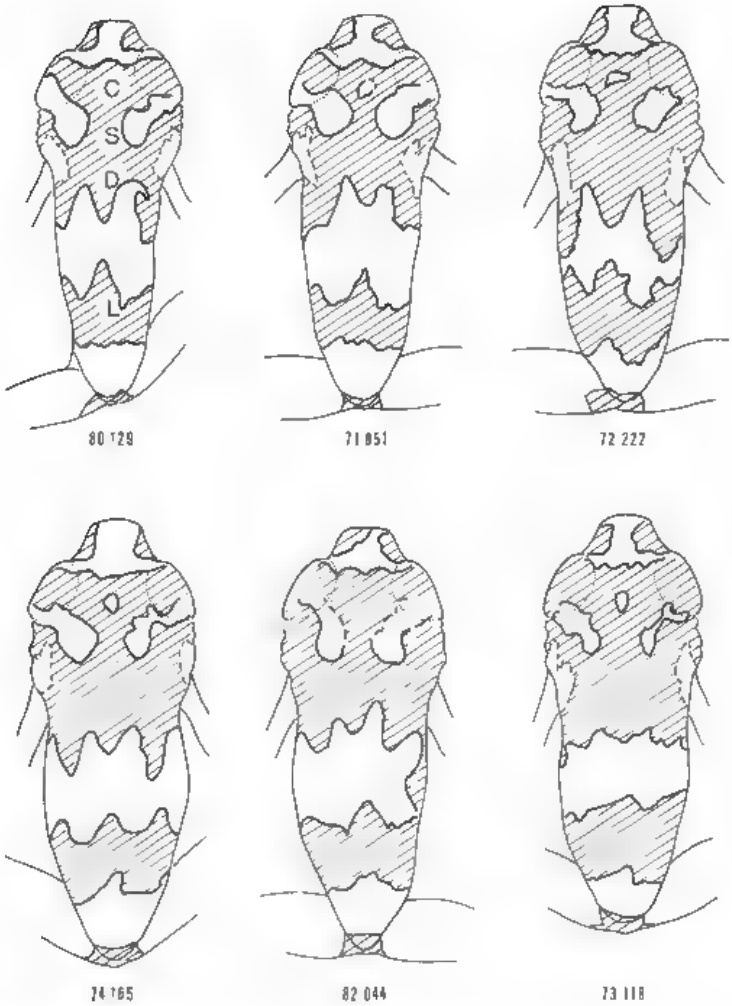


Fig 8 Variation du patron dorsal chez *Alexteroon hypsiphonus* schematisée d'après des cas réels. C macule céphalique, S, macule scapulaire, D, macule médio dorsale, L macule lombaire

Alexteroon hypsiphonus n. sp.

Matériel étudié

Holotype Mâle MNHN 1999 5564, Ekomtolo (Cameroun), 28 mai 1971 Mensurations en mm longueur museau anus 24; plus grande largeur de la tête en arrière des yeux 8,5, longueur de la cuisse de l'entrejambe au genou 12,5, longueur de la jambe du genou au talon 13, longueur du pied du talon à l'extrémité de l'orteil IV 17,5, longueur de l'avant-bras du coude au poignet 5, longueur de la main du poignet à l'extrémité du doigt III 7, diamètre de l'œil 4, distance œil-narine 3,5, espace entre les narines 3 espace interoculaire 3,5, plus grand diamètre du tympan 1,5 Livrée dorsale, nocturne bien contrastée avec maculation brun-sepia sur fond beige clair moucheté de plus foncé (fig 9a b), disposition des macules voir fig 8. Face ventrale surfaces blanches en partie dépigmentées, région gulaire voir fig 3g

Paratypes. – Voir tableau 4

Source : MNHN, Paris

Tableau 4. - *Alexteroon hypsiphonus*: références et origine de l'holotype (marqué *) et des paratypes. JLA, numéro de collection de l'auteur; MNHN, numéro de collection des spécimens déposés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Sexe: M, mâle; F, femelle.

JLA	MNHN	Sexe	Localité, date	Altitude	Biotope
71.851*	1999.5564*	M	Ekomtolo, 28 V.71	450 - 500 m	Près rivière, env 3 m hauteur
71.361	-	M	Avebe, 5.II.71	Env. 630 m	Ripisilve Soo
71.330	1999.5565	F	Avebe, 15.III.71	Env. 630 m	Ripisilve Soo
72.222	-	M	Ekomtolo, 22.III.72	450 - 500 m	Arbre, grosse rivière
72.797	1999.5566	M	Maholé, 25 XI.72	200 300 m	Arbre au-dessus d'une rivière
72 865	1999.5567	M	Maholé, 25.XI 72	200 - 300 m	Arbre au-dessus d'une rivière
72.866	-	F	Maholé, 25.XI.72	200 - 300 m	Arbre au-dessus d'une rivière
73 118		F	Maholé, 4.III.73	200 - 300 m	Arbre près rivière
74.165	1999.5568	F	Dibombe, 21 V.74	200 - 300 m	Forêt, plantes basses, petite rivière
80 128	-	F	Nyamtam, 22 II 80	Env 70 m	Près rivière
80.129	1999.5569	M	Nyamtam, 22.II.80	Env. 70 m	Près rivière
82.042	-	M	Tékibo, 29.I 82	Env. 250 m	Près rivière, grandes herbacées
82 043	1999.5570	M	Tékibo, 29.I.82	Env. 250 m	Près rivière, grandes herbacées
82 044	-	F	Tékibo, 29 I.82	Env 250 m	Près rivière, grandes herbacées
82 045	1999.5571	F	Tékibo, 29 I 82	Env. 250 m	Près rivière, grandes herbacées

Autre matériel (1) TF 257, mâle du massif des Abeilles, près de la Makandé, Gabon (0°40'S, 11°54'E), capturé le 13.VII.96 par T FRETEY; (2) 3295 M, femelle de la Réserve de la Lopé, Gabon (0°36'S, 11°31'E), capturée par C P. BLANC; (3) diapositives, communiquées par M LARGEN, de spécimens (LIV 1991.11 335-336) de Goumina (Congo), XI.1990; (4) enregistrements sonores effectués par F DOWSETT-LEMAIRE près des rivieres Boumba et Dja (est et centre du Cameroun) et a Ekeb et Bangone (pays bakossi, ouest du Cameroun), (5) têtards (obtenus *ab ovo*) de Tekibo (Cameroun); (6) 41 diapositives et 118 relevés auditifs.

Etymologie. - Le nom spécifique est en rapport avec la grande hauteur des postes de chant des mâles (du grec "*hupsos*", hauteur, et "*phônê*", voix)

Diagnose *Alexteroon* se distinguant des deux autres espèces du genre par sa livree non "chlorophyllienne" a patron dorsal bien développé, par ses membres postérieurs relativement plus courts, en particulier le pied, et par sa region gulaire presque entierement (mâle) ou entièrement (femelle) d'un blanc opaque Tranche externe des avant-bras, des mains et des pieds (sauf le tarse) "frangés", mais moins fortement que chez *A obstetricans* Faible spinulation dorsale presente chez certains mâles.

Habitus tégument Cette espece, de taille intermédiaire entre les deux precédentes (moyenne d'environ 26 mm pour les mâles et 27.5 mm pour les femelles tab. 2), a un habitus un peu plus "ramassé" que celles-ci, en raison de la brievete relative des membres postérieurs (tous ses segments sont en moyenne plus courts tab. 2) La tête est un peu moins large mais les narines et les yeux sont un peu plus ecartés l'espace internasal represente 27,6 % et l'espace interorbitaire 37,2 % de la largeur de la tête (moyennes pour 10 individus) Comme chez les autres

Source : MNHN, Paris

espèces du genre, le museau, vu de dessus, paraît tronqué à son extrémité et les canthus, arrondis, sont incurvés entre les narines et les yeux. Le tympan est visible, circulaire, très petit (environ 1/5 du diamètre oculaire) et situé très près de l'œil.

Contrairement aux espèces précédentes, le tégument dorsal est opaque et densément pigmenté. Son relief est néanmoins du même type, avec de très petits tubercules disséminés sur un fond finement granuleux; lorsque la peau est sèche, en livrée diurne, l'ensemble prend un aspect nettement verruqueux (fig. 9d). Il n'y a pas, en général, de spinulation chez les mâles; chez ceux qui en sont pourvus, elle est représentée par de rares et infimes spinules coniques.

Le développement des "excroissances périphériques" est intermédiaire entre les états présentés par les deux autres espèces. Il y a de fortes excroissances rictales (mais pas de tuberculation péribuccale), des verrues sous-anales et des tubercules sous les talons. Les membres antérieurs et postérieurs sont "frangés" (voir ci-après), mais moins largement que chez *A. obstetricans*.

Ventralement, les surfaces transparentes sont moins étendues que chez les deux autres espèces. Le tegument a un aspect finement réticulé-granuleux, plus perceptible au niveau des zones opaques.

Membres, palmure. — Aux mains (fig. 1, 9e), la palmure interdigitale présente à peu près la même extension que chez *A. obstetricans* mais elle paraît plus grande que chez cette espèce car les doigts sont proportionnellement plus courts, les larges replis cutanés qui les bordent accentuent cette impression. Les disques adhésifs sont relativement plus grands que chez les deux autres espèces mais les tubercules sous-articulaires sont aussi peu saillants (deux au D III, un aux D I, II et IV). Le long de l'avant-bras s'étend un bourrelet aplati, à bord libre sinueux, qui se poursuit en un fort repli cutané le long de la main et du doigt IV. Ces reliefs tégumentaires sont soulignés par une pigmentation blanche plus ou moins continue, semblable à celle des franges d'*A. obstetricans*.

Le pied (fig. 1, 9e), comme les autres segments du membre postérieur, est relativement plus court que chez les deux autres especes. Palmure, tubercule sous-articulaire et disques adhesifs sont semblables à ceux d'*A. obstetricans*. La tranche externe du metatarse et de l'orteil V est nettement frangée, mais le bord libre de la frange est moins sinueux que chez *A. obstetricans*. Au tarse, le développement de la frange varie suivant les individus; chez certains, il y a seulement des tubercules plus ou moins alignés dans sa partie distale.

Livree. — Contrairement aux deux espèces précédentes, il y a chez *A. hypsiphonus* une importante variation nycthémérale de la livrée.

Livrée nocturne. — La face superieure du corps et des membres est d'un jaunâtre terne envahi de taches nébuleuses d'un roux ferrugineux. Sur ce fond se détachent des macules subsymetriques brunâtres, soulignees par un épais lisére de même teinte mais encore plus fonce (fig. 9a-b). Les plus grandes de ces taches correspondent a : (1) un triangle interoculaire etire transversalement, (2) une large bande scapulaire a bords antérieur et postérieur profondément sinues, (3) une bande lombaire, à bord anterieur souvent tridenté. Sur les membres, une maculation de même type prolonge, sur l'animal au repos, les macules corporelles: tache foncee sur le coude et l'avant-bras, large bande transverse sur une partie de la cuisse et sur la jambe. Le dessus des mains et des pieds, palmures comprises, a une pigmentation du même type.

Source : MNHN, Paris

Fig 9. – *Alexteroon hypsiphonus* a, mâle holotype d'Ekomtolo (28 V 71) en livree nocturne, montrant le patron dorsal caracteristique de l'espece b, le même, vu de profil, c, mâle de Mahole (25 XI 72) en livree intermediaire d, mâle d'Avebe (5 II 71) en livree diurne e, face ventrale d'une femelle de Nyamtam (22 24 II 80) montrant l'extension du pigment blanc opaque, f, face ventrale d'un mâle de Tekibo (29 I 82), seule une étroite zone gulaire transverse reste transparente chez les mâles de cette espece; g, ponte (trouvee à Tekibo le 31 I 82) montrant les têtards prêts a eclore. On remarquera l aspect tres different des livrees diurne et nocturne (pigmentation, relief tegumentaire), les differences individuelles dans le developpement des franges tarsiennes (e-f) ainsi que la brieveté des doigts et la grande extension des palmures interdigitales (d e)

Source : MNHN, Paris

La région loréale est marbrée de brunâtre. L'iris est couleur de laiton, avec quelques vermiculations foncées. Sur les flancs, il y a une démarcation nette entre les pigmentations dorsale et ventrale. Les faces antérieure et postérieure des cuisses sont plus ou moins colorées de jaune orangé. La région périanale présente une pigmentation caractéristique comprenant une macule transverse noirâtre au-dessus de la fente cloacale, surmontant une zone blanche tuberculée. Ces deux colorations sont reprises sur les talons.

Le tégument ventral est transparent mais la coloration tire plus sur le bleu que chez les deux autres espèces et, surtout, les surfaces opaques, blanches, sont plus étendues (fig. 9e-f). La gorge est entièrement blanche chez la femelle, alors que chez le mâle une étroite bande de tégument transparent subsiste dans sa partie postérieure. Le même tégument blanc opaque, finement réticulé, constitue un grand plastron thoracique se prolongeant plus ou moins au milieu de la région abdominale. Le dessous des pieds et les palmures, surtout celles des pieds, sont pigmentés de brunâtre.

Livrée diurne. – La tonalité générale de la face supérieure passe à un gris pâle nuancé de jaunâtre ou, plus souvent, de verdâtre. Sur ce fond se distinguent quelques traînées de chromatophores plus foncés (fig. 9c-d). Un examen attentif montre qu'ils correspondent aux bordures des macules visibles en livrée nocturne, dont l'intérieur a pris la même couleur que le fond. Comme la tuberculation tégumentaire a tendance à s'accentuer en livrée diurne, l'aspect devient plus mat et l'ensemble constitue une livrée "lichénique" s'accordant bien avec l'abondante flore d'épiphylles qui recouvre les feuilles des arbres proches des cours d'eau.

L'iris lui-même devient plus clair, argenté. Les parties cachées des cuisses passent au jaune citron et même le dessous des pieds s'éclaircit. Les reliefs tégumentaires périphériques, en revanche, gardent leur couleur blanche.

Livrée en alcool. – Malgré la disparition des couleurs, les macules dorsales, ou au moins leurs lisérés foncés, restent reconnaissables. Ventralement, les surfaces transparentes deviennent opaques. Comme chez *A. obstetricans*, une mauvaise fixation peut entraîner une décoloration des surfaces initialement blanches et des excroissances périphériques.

Interprétation de la maculation dorsale. – La livrée de cette espèce est particulièrement intéressante car elle peut être rapprochée de celle des *Hyperolius* à patron (ou "pattern") de type MD (AMIET, 1978*b*, 1979*a-b*).

Ce patron, qui obéit à la symétrie bilatérale, comprend une succession de macules foncées sur un fond clair qui sont, d'avant en arrière : la macule céphalique (C), la scapulaire (S), la médio-dorsale (D), la lombaire (L), la sus-anale (A), sur les flancs, à partir des yeux, deux latérales (LA) se prolongent plus ou moins vers l'arrière. Plus que le dessin définitif, affecté par une variabilité individuelle plus ou moins grande suivant les espèces, c'est le principe d'évolution de ce schéma de base qui caractérise les espèces chez les *Hyperolius* à patron MD (voir exemples dans les travaux cités).

Comme le montre la figure 8, représentant des cas réels schématisés, la tendance majeure chez *A. hypsiphonus* consiste dans l'extension transversale des macules et dans l'indépendance de L, toujours séparée de l'ensemble C+S+D, cec., joint à l'extrême réduction de A, conduit à un patron de type zonal. Comme caractères plus secondaires, on relèvera le développement de macules canthales tendant à déborder largement sur le museau (cas rare chez les *Hypero-*

Source : MNHN, Paris

lus, réalisé cependant chez *H. bopeleti*) et la fréquente présence d'une "fenêtre" plus ou moins circulaire dans la macule céphalique.

Dimorphisme sexuel. – Les moyennes des tailles, établies sur des nombres faibles mais presque égaux de mâles (9) et de femelles (8), donnent un avantage de moins de deux millimètres aux femelles (tab. 2), ce qui reste très inférieur aux écarts montrés par les *Hyperolius*. Les deux sexes se distinguent plus nettement par : (1) la différence de pigmentation de la gorge, entièrement blanche chez la femelle alors qu'une étroite zone transversale postérieure reste transparente chez le mâle, (2) la présence de la glande gulaire et du sac vocal chez le mâle, le second caractère n'étant pas visible sur le vivant en dehors de l'émission des appels; (3) les *linea masculina* du mâle, (4) la spinulation tégumentaire du mâle, très discrète et inconstante.

Vocalisations. – Les appels d'*A. hypsiphonus*, plus sonores que ceux des deux autres espèces d'*Alexteroon*, consistent en notes doubles martelées, qui pourraient être transcrites par des "kling-kling" à tonalité métallique, espacées d'une quinzaine de secondes, elles sont émises en longues séries. Comme on le verra plus loin, les postes de chant sont situés très haut dans les arbres bordant de grosses rivières et, quand les mâles actifs sont nombreux, leurs appels, plus insistants, peuvent dominer le bruit de l'eau et s'entendre de loin. Grâce à ses vocalisations, *A. hypsiphonus* est aussi facile à repérer à l'oreille qu'il est difficile à observer.

Têtard. – Une ponte récemment déposée, gardée par une femelle, a été trouvée le 30.1.82. Cette ponte, présentant les mêmes caractéristiques que celle déjà décrites pour *A. obstetricans* (AMIET, 1974*a*), contenait 72 œufs blancs qui se développèrent normalement en laboratoire. Les têtards, aux stades 36 et 37 de GOSNER, présentent les caractères suivants.

Habitus. – Le têtard (fig. 10), de petite taille (moyenne pour 12 individus : 24 mm) est semblable à celui d'*A. obstetricans*. Comme ce dernier, il se distingue nettement de tous les têtards connus d'*Hyperolius* par son aspect élancé, dû à la longueur de la queue et à la petite taille du corps.

Corps. – Le corps est oblong (plutôt piriforme chez *A. obstetricans*), aplati dorso-ventralement, largement arrondi à l'avant. Les yeux sont en situation dorso-latérale, à la limite du premier et du second tiers du corps. Les narines, très petites, sont en avant des yeux, plus près du bout du museau que de ceux-ci. Le spiracle, large et tronconique, s'ouvre à la limite du second et du troisième tiers du corps. La bouche est ventrale, légèrement en retrait de l'extrémité du museau. Le tube anal, très court, s'ouvre à droite de la membrane caudale inférieure. Comme chez *A. obstetricans*, dans le tiers postérieur du corps les flancs sont légèrement dilatés en bourrelets longitudinaux, plus ou moins nettement délimités par des sillons dorsaux et ventraux.

Région buccale. – Elle est tout à fait semblable à celle d'*A. obstetricans* (fig. 10c). La lèvre inférieure est bordée de courtes papilles digitiformes; il y a quelques papilles internes, plus courtes, aux abords des commissures. La pièce supérieure du bec est en forme d'arc et l'inférieure en V largement ouvert; elles sont bien kératinisées et finement serrulées sur leur bord libre.

La formule dentaire présente, par rapport à celle des têtards d'*Hyperolius*, une différence importante, au-dessus de la bouche, les dents cornées forment une rangée supérieure complète et une rangée inférieure interrompue par la pièce supérieure du bec. Il y a trois rangées de

Source : MNHN, Paris

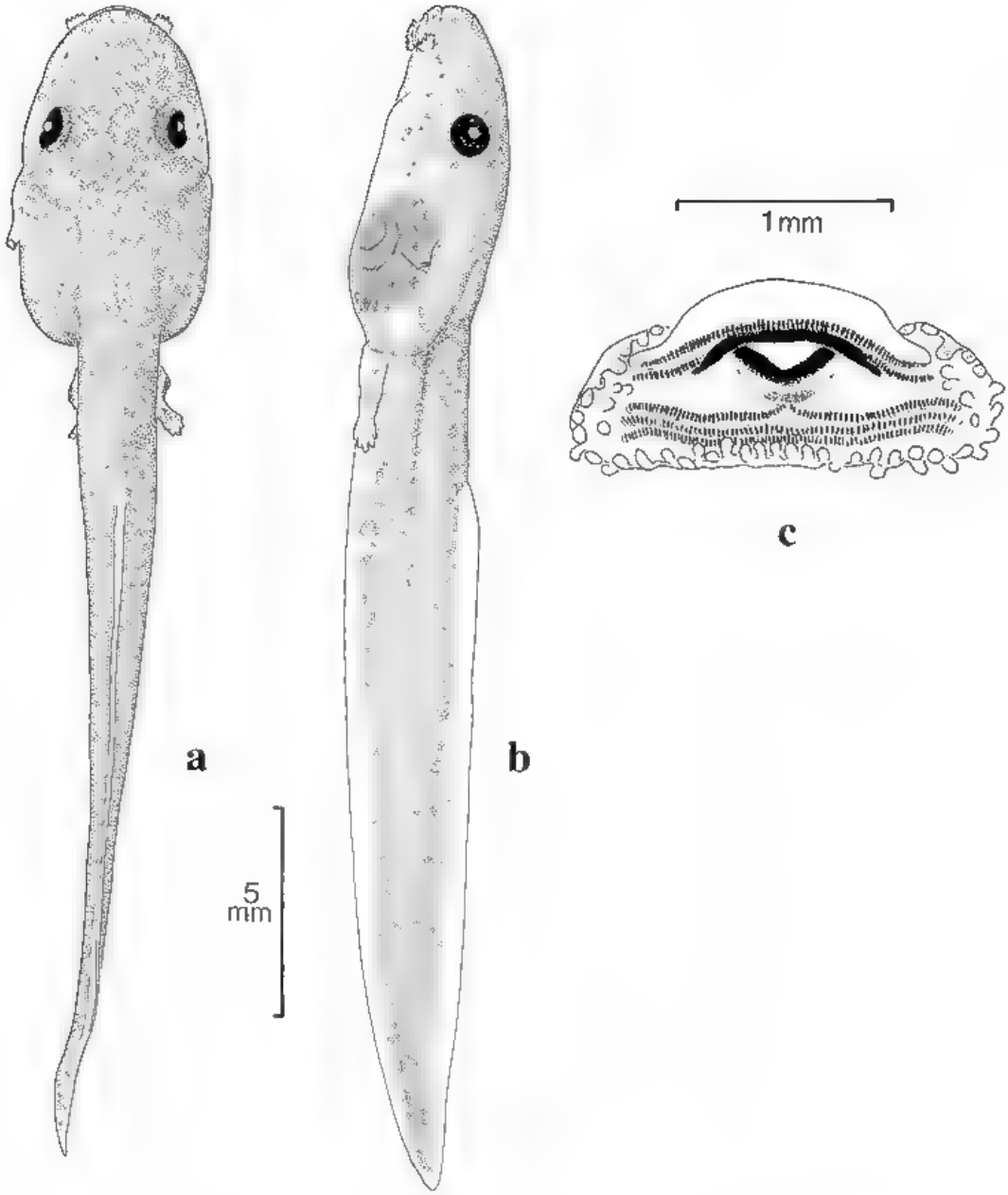


Fig. 10 – Têtard d'*Alexteroon hypsiphonus*: a, face dorsale; b, profil; c, bouche.

denticules sous la bouche, la supérieure montrant une brève interruption médiane (chez un spécimen, les trois rangées sont dans ce cas).

Queue – Elle est relativement plus longue, moins haute et plus longuement effilée que chez *A. obstetricans*. La moyenne du rapport Q/C pour 12 individus est 2,24 (extrêmes à 2,11 et 2,39, écart-type 0,09) et sa hauteur est comprise de 5,5 à 6,5 fois dans sa longueur. Dans la

Source : MNHN, Paris

partie la plus élevée de la queue, les membranes caudales représentent nettement moins que la moitié de sa hauteur totale (environ la moitié chez *A. obstetricans*).

Caractère remarquable, la membrane caudale supérieure débute très en retrait de la base de la queue. celle-ci, sur un peu plus du premier sixième de sa longueur, ne présente qu'un léger pincement dorsal, mais pas de membrane proprement dite. La même particularité se retrouve chez *A. obstetricans* mais pas chez les autres Hyperoliinae, sauf chez *Opisthothylax immaculatus*, où la partie dépourvue de membrane dorsale est cependant plus courte (AMIET, 1974*b*).

Pigmentation. – La face supérieure du corps et la partie musculaire de la queue sont d'un gris-brun clair uniforme. La face ventrale du corps est translucide et incolore. Les membranes caudales ne sont pas pigmentées, sauf dans le dernier tiers de la queue, où la coloration de la partie musculaire tend à s'étendre sans atteindre leur bord libre.

Distribution. Ecologie. – Dans tout le sud du Cameroun, il est rare qu'un arrêt nocturne auprès d'une grosse rivière entaillant le manteau forestier ne permette pas d'entendre *A. hypsiphonus*. Cette espèce est en effet dans la même situation paradoxale que celle déjà décrite pour *Leptopelis omissus* (AMIET, 1992). bien qu'elle soit largement répandue, elle était restée méconnue jusqu'ici.

A. hypsiphonus a été noté dans 63 carrés, soit deux fois plus que pour *A. obstetricans*. Cette différence est due probablement à ses appels plus sonores et à une période d'activité vocale plus longue, qui facilitent son repérage auditif.

La répartition des carrés (fig. 11) fait ressortir une aire de répartition identique à celle d'*A. obstetricans*, avec une plus grande fréquence dans la plaine littorale que sur le Plateau. La relation avec la forêt dense est aussi évidente que pour *A. obstetricans*, mais *A. hypsiphonus* paraît s'avancer un peu plus en forêt mésophile, sa présence dans un carré apparemment hors forêt correspond à une galerie forestière, non représentable à l'échelle de la carte, située dans le prolongement de la forêt continue. Pour les caractéristiques générales du domaine occupé par cette espèce, on voudra bien se reporter à la description qui en a été donnée dans la partie consacrée à *A. obstetricans*.

A. hypsiphonus est associé à de larges cours d'eau coulant à découvert, ce qui le distingue radicalement d'*A. obstetricans*. Dans la Réserve forestière d'Ototomo, à une cinquantaine de kilomètres au sud de Yaoundé, *A. obstetricans* et *A. hypsiphonus* peuvent être entendus auprès de la même rivière, le premier le long du cours supérieur, situé en sous-bois, le second à quelques centaines de mètres en aval, lorsque la rivière s'élargit, ce qui entraîne l'ouverture de la canopée. Dans le SE du Cameroun et sur le Plateau *A. hypsiphonus* se trouve près de rivières à cours assez lent, avec parfois de petites sections rocheuses, dont les eaux sont brunes ou grises. Dans la plaine littorale, elles sont plus limpides et coulent sur du gravier ou du sable; au pied des reliefs de la Dorsale camerounaise et du Plateau sud-camerounais, ou dans les petits massifs de collines, le fond est souvent rocheux et le courant rapide, conditions qui paraissent particulièrement favorables à *A. hypsiphonus*.

A en juger par la répartition de plusieurs espèces appartenant au même cortège biogéographique, il était prévisible que la répartition d'*A. hypsiphonus* s'étende largement au-delà des limites du Cameroun. Effectivement, il existe au Gabon, d'où j'ai pu examiner deux spécimens capturés l'un dans le massif des Abeilles par T. FRÉTIY et l'autre dans la Réserve de la Lopé par C. P. BLANC. Par ailleurs, dans leur travail sur les Amphibiens du Bas Kouilou,

Source : MNHN, Paris

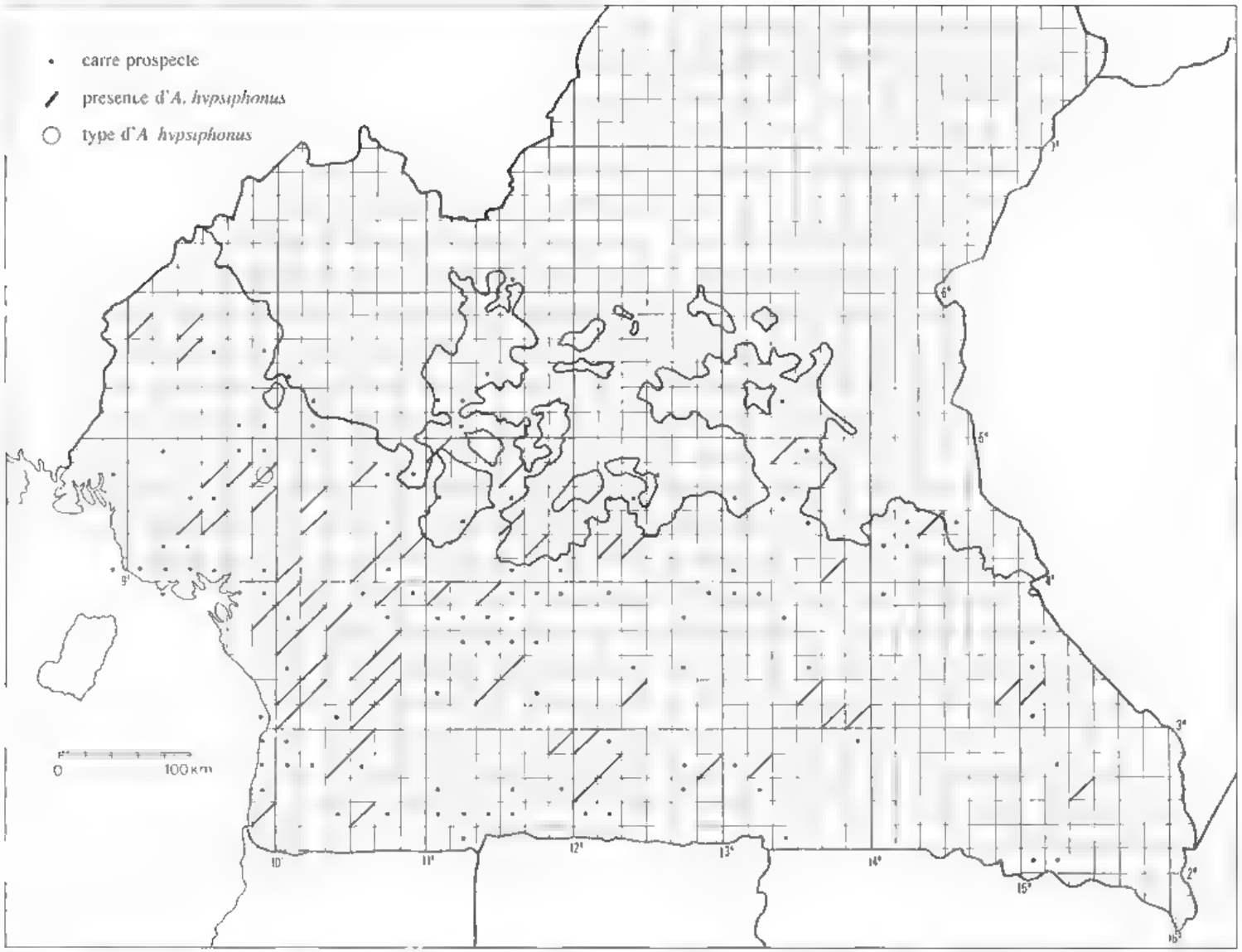


Fig. 11 — Carte du Cameroun au sud du 8e parallèle montrant la distribution d'*Alexteroon hypsiphonus*. Seuls ont été signalés les carrés prospectés dans le domaine de la forêt dense, dont la limite nord est représentée par un trait continu.

Source : MNHN Paris

LARGEN & DOWSETT-LEMAIRE (1991) citent *Hyperolius tuberculatus* tout en mentionnant plusieurs caractères qui, à leur avis, ne correspondent pas bien avec cette espèce; ces mêmes caracteres, et surtout des diapositives prises par LARGEN, montrent qu'il s'agit en fait d'*A. hypsiphonus*, qui existe donc aussi au Congo. Vers l'ouest, on peut supposer que son aire de distribution atteint la région d'Osomba au Nigeria.

Ethologie Les postes de chant des mâles se situent dans le feuillage des cimes ou des branches surplombant les rivières, rarement en-dessous de 5 m, mais souvent beaucoup plus haut (fig. 13). Cette localisation rend la capture de cette espèce difficile et a sûrement contribué à la maintenir ignorée. Quelques-uns de mes spécimens ont été pris depuis un pont assez haut pour que les ramures des arbres poussant en contrebas puissent être atteintes sans trop de difficultés. Dans les sites favorables, les mâles peuvent être assez nombreux, leurs appels donnant alors l'impression de chœurs continus. Compte tenu du volume important de la végétation dans laquelle ils se trouvent, ils restent cependant beaucoup plus disperses que les mâles d'*Hyperolius* ou d'*Afrixalus* peuplant les franges herbacees ou arbustives des collections d'eau stagnante.

La ponte dont sont issus les têtards décrits plus haut venait d'être déposée sur une feuille d'un arbuste mêlé à des Marantacées, au-dessus d'une petite mare résiduelle proche d'une grosse riviere. Elle se trouvait a quelques dizaines de centimètres seulement de la surface de l'eau, ce qui paraît paradoxal pour une espèce dont les mâles chantent si haut. Une femelle se tenait à proximité, elle n'était pas juchee sur ses œufs bien qu'il fasse nuit, peut-être parce que la ponte avait été émise peu de temps auparavant. Dans le même massif de Marantacees, deux mâles et une autre femelle furent aussi capturés, ce qui laisse supposer qu'un autre couple s'etait reproduit au même endroit sans que les œufs aient éte vus. La ponte à faible hauteur ne doit pas être une exception chez *A. hypsiphonus* car deux femelles ont été trouvées l'une a une trentaine de centimètres du sol, sur une plante basse, l'autre sur le sol même! Dans les deux cas, elles n'étaient pas gravides.

Ces observations conduisent à s'interroger sur le comportement des individus après la pariade (mâles) et après l'eclosion des têtards (femelles), sejournent-ils dans les niveaux inférieurs de la végétation, ou remontent-ils a grande hauteur? En faveur de la seconde hypothese je rapporterai que, a trois reprises, j'ai trouvé des femelles alors que j'essayais de capturer des mâles en train de chanter, haut perchés comme d'habitude. Ces femelles n'étaient pas gravides, ce qui prouve qu'elles rejoignent le niveau peuplé par les mâles actifs. Cela, quand elles sont prêtes à pondre, peut diminuer les difficultes d'accès aux partenaires potentiels, avant la longue descente du couple jusqu'aux berges de la rivière (une migration verticale similaire existe aussi chez certains *Leptopelis*: AMIET, 1989).

En raison de leur situation en interface, les frondaisons peuplees par *A. hypsiphonus* sont, dans la journee, soumises à des variations de temperature et d'humidite beaucoup plus contrastees que dans le milieu ferme du sous bois. Doit-on pour autant considerer cette espece comme une ramette de la canopee? Cette strate, dans la forêt dense camerounaise, se situe en moyenne aux alentours de 30 m. Il est difficile d'apprécier la hauteur des postes de chant les plus eleves d'*A. hypsiphonus*, mais je doute qu'ils culminent aussi haut. D'autre part, l'espece reste dependante de collections d'eau situees au sol pour sa reproduction, ce qui n'est pas un signe de reelle adaptation a la canopee. En fait, ce milieu reste en Afrique une "place vide" pour les Anoures.

Source : MNHN, Paris

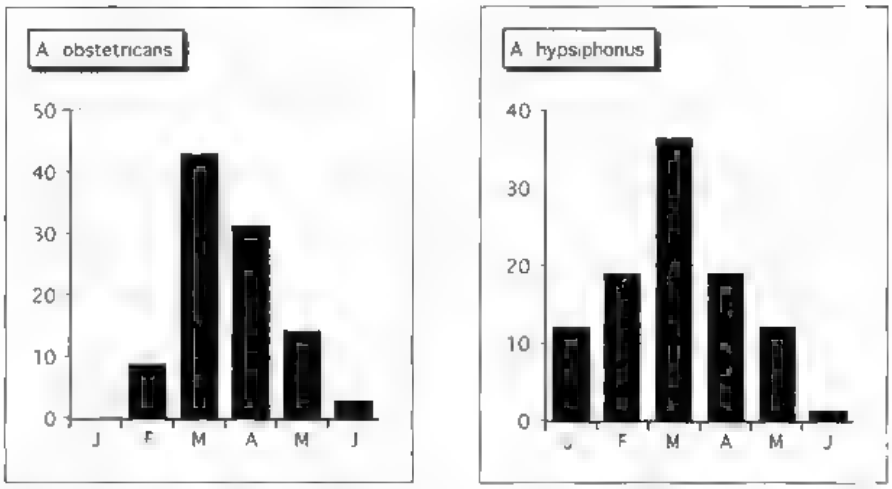


Fig. 12 Activite vocale d'*Alexteroon obstetricans* et *A hypsiphonus* pendant les mois de janvier a juillet dans l'ensemble de leur aire de repartition, sauf la region de Yaoundé

Cycle annuel d'activité vocale Une seule localité de la région de Yaoundé, Avebe, près de la rivière Soo, permettait un suivi régulier de l'activité vocale d'*A hypsiphonus* Sauf en août, chaque mois a en général fait l'objet de 3 visites (fig. 6). Elles ont fait ressortir un cycle d'activité vocale tout à fait different de celui d'*A obstetricans*, puisqu'il y a une activité continue toute l'année, sauf de mai à juillet, mois marqués par un ralentissement, voire un arrêt (juin) L'enchaînement entre la seconde moitié de la grande saison des pluies et la premiere moitié de la grande saison sèche est particulierement remarquable car il s'agit pour de nombreuses espèces forestières d'une periode de silence Mes notes de terrain soulignent souvent une forte activité ("chœurs") en pleine saison sèche.

Comme pour *A obstetricans*, les donnees bio-acoustiques provenant d'autres secteurs du Cameroun sont moins faciles a exploiter (voir ci-dessus) En se limitant au premier semestre (fig 12), on constate que le plus fort pourcentage de relevés positifs correspond au mois de mars. . peut-être en raison d'un plus grand nombre de missions à la même periode. En tout cas, l'histogramme confirme le maintien de l'activité vocale en saison seche (janvier et février) et son déclin en juin. Il faut relever aussi que l'unique ponte trouvée l'a été fin-janvier, donc au cœur de la grande saison sèche.

Ce cycle reproductif largement étalé sur l'année me paraît sans equivalent chez les autres Anoures sylvicoles camerounais, qu'ils soient terrestres ou arboricoles. En revanche, on pourrait peut-être trouver quelques cas similaires (mais a confirmer) chez des espèces qui se reproduisent en milieu ouvert dans de grands marécages ou auprès de larges etendues d'eau (*Hyperolius guttulatus*, par exemple) Cette prolongation de l'activite chez *A hypsiphonus* pourrait être en relation avec les conditions microclimatiques particulieres régnant aux abords des grandes rivières (une autre conséquence de ces dernieres est la proliferation des épiphytes sur les branches surplombant les cours d'eau les limbes des feuilles sont alors couverts d'epiphylles et, sur ces supports, l'aspect lichenique de la livree diurne constitue un tres bon camouflage).

Source : MNHN, Paris

Discussion. – La livrée dorsale à macules apparentes d'*A. hypsiphonus* pourrait, à première vue, faire douter de ses affinités avec *A. obstetricans* et *A. pynx*, dont la livrée "chlorophyllienne" est un des caractères du genre *Alexteroon* tel que l'avait défini PERRET (1988). Plusieurs particularités de l'adulte (pigmentation de la face ventrale, situation de la glande gulaire, etc.) et l'étroite similitude entre son têtard et celui d'*A. obstetricans* montrent clairement que *A. hypsiphonus* appartient au même genre que les deux autres espèces.

CARACTÈRES DISTINCTIFS ENTRE LES GENRES *ALEXTEROON* et *HYPEROLIUS*

LES CRITÈRES RETENUS PAR PERRET (1988)

Dans le tableau comparatif accompagnant sa définition du genre *Alexteroon*, PERRET (1988) mentionne plusieurs caracteres qui permettent de le séparer du genre *Hyperolius*, dans lequel *obstetricans* avait été initialement placé par AHL (1931). Une meilleure connaissance d'*A. obstetricans* et l'adjonction au genre des deux espèces décrites ici rendent nécessaire un réexamen de ces caractères.

(1) *Différence de taille entre mâles et femelles.* – Chez les *Hyperolius*, la femelle est plus grande que le mâle (voire beaucoup plus grande, comme chez *H. kuligae*: AMIET, 1978*b*). Les mensurations faites sur un matériel d'*A. obstetricans* plus important que celui dont disposait PERRET montrent que ce n'est pas le cas pour cette espèce, où les mâles sont même un peu plus grands que les femelles. C'est l'inverse chez *A. hypsiphonus*, dont les femelles sont cependant à peine plus grandes que les mâles. La faible disparité de la taille entre les deux sexes, retenue par PERRET comme un caractère distinctif du genre *Alexteroon*, reste donc un critère valable.

(2) *Coloration.* – La teinte verte uniforme ne peut plus être considérée comme un caractere propre au genre *Alexteroon* car *A. hypsiphonus* a une livrée dorsale de type MD, assimilable à celle qu'arborent plusieurs especes d'*Hyperolius*.

(3) *Tégument dorsal.* – L'opposition entre le tégument dorsal "finement verruqueux" dans le genre *Alexteroon* et le tegument "lisse" des *Hyperolius* ne peut être retenue: plusieurs *Hyperolius* (tels *H. bopeleti*, *H. mosaicus*, *H. acutirostris*) ont un tégument plus ou moins granuleux ou micro-tubercule.

(4) *Excroissances latérales brachiales et pédieuses.* – Leur absence chez *A. pynx*, pourtant très proche d'*A. obstetricans* par son habitus et sa livree, restreint ce critère au niveau spécifique.

(5) *Glande gulaire.* – Sa forme plus large que longue et son eventuelle absence ne peuvent caracteriser les *Alexteroon*. En revanche, l'opposition entre "adhérente" (*Alexteroon*) et "a bord libre postérieur" (*Hyperolius*) reste un bon critere, sous reserve de remplacer "adhérente" par un autre terme tel que "sous-cutanée".

(6) *Poche gulaire.* – Définie comme "reduite, formant quelques plis, ou absente" chez *Alexteroon*, elle est en realite presente mais reste un bon critere distinctif par rapport a *Hyperolius* en raison du fait que, sur le vivant et au repos, elle n'est pas apparente extérieurement.

Source : MNHN, Paris

(7) *Nombre et diamètre des œufs, hauteur de la ponte.* – Les critères mentionnés par PERRET ne sont pas convaincants pour deux raisons: (a) on dispose de trop peu de données précises sur le nombre et la taille des œufs chez les *Alexteroon*; (b) les caractéristiques des œufs et/ou des pontes de certaines espèces forestières d'*Hyperolius* (*H. bopeleti* AMIET, 1979*b*; *H. endjami*, *H. acutirostris*, *H. mosaicus*: obs. pers.) ne concordent pas avec les indications de PERRET.

(8) *Formule dentaire du têtard.* – Ce critère distinctif, confirmé en ce qui concerne les *Alexteroon* par le têtard d'*A. hypsiphonus*, reste valable.

DIAGNOSE ACTUALISÉE DU GENRE *ALEXTEROON*

Comme on le voit, plusieurs caractères discutés ci-dessus n'ont pas, ou n'ont plus, la valeur discriminante que leur avait reconnue PERRET. La distinction entre les genres *Alexteroon* et *Hyperolius* ne doit pas pour autant être remise en question.

Actuellement, le genre *Alexteroon* peut être distingué du genre *Hyperolius* par l'ensemble de caractères morphologiques suivants: (1) tympan présent, quoique petit (il est parfois discernable, mais mal circonscrit, chez de rares *Hyperolius*); (2) glande gulaire du mâle non superficielle, située sous le tégument de la gorge, (3) sac vocal ne formant pas, sur le vivant, de plis visibles extérieurement; (4) faible dimorphisme sexuel (taille, livrée); (5) têtard à habitus svelte, corps petit et déprimé et queue deux fois plus longue que le corps, (6) bouche du têtard avec deux rangées supra-buccales de denticules, (7) membrane caudale supérieure débutant loin en retrait de la base de la queue.

Les caractères larvaires me paraissent les plus importants mais restent cependant à vérifier chez *A. pyrx*. Les caractères myologiques, ostéologiques, caryologiques, etc., susceptibles de compléter cette diagnose restent à mettre en évidence.

Le tableau 5 récapitule les principaux caractères morphologiques permettant de distinguer les trois espèces d'*Alexteroon*.

ECOLOGIE COMPARÉE DES GENRES *ALEXTEROON* et *HYPEROLIUS*

La différence fondamentale entre les genres *Alexteroon* et *Hyperolius* est d'ordre *écologique*. En effet, plus que par les caractères morphologiques qui viennent d'être relevés, le premier s'oppose au second par sa double inféodation à la forêt dense équatoriale et aux eaux courantes.

(1) *L'inféodation au milieu forestier* se manifeste à l'échelle du territoire, où les aires des trois espèces sont circonscrites par la limite de la forêt dense (fig. 5, 11). Elle se manifeste aussi, à une échelle beaucoup plus restreinte, par l'emplacement des postes de chant des mâles, toujours situés en forêt non ou très peu dégradée (fig. 13).

En relation avec cette spécialisation, les *Alexteroon* présentent plusieurs caractères morphologiques et biologiques significatifs. Les livrées de type "chlorophyllien" ou "lichénique", le dispositif anti-ombre constitué par les excroissances périphériques, le développement

Source : MNHN, Paris

Tableau 5 – Principaux caractères distinctifs des trois espèces du genre *Alexteroon*. Pour les mensurations de la taille, la moyenne, en gras, est donnée entourée par le minimum et le maximum observés. *n*, effectif de l'échantillon mesuré.

Caractère	*Alexteroon obstetricans*	*Alexteroon jynx*	*Alexteroon hypsiphonus*
Livrée dorsale nocturne	Entièrement verte, sauf paupières et canthus, bruns	Entièrement verte, sauf paupières et canthus, bruns	Macules foncées sur un fond clair, à disposition zonale
Livrée dorsale diurne	Verte plus ou moins suffusée de points blancs	Verte plus ou moins suffusée de points blancs	Grisâtre clair avec de fines lignes de chromatophores
Surfaces blanches ventrales	Bande blanche mandibulaire, le reste transparent, vert plus ou moins turquoise	Des mouchetures blanches mandibulaires, le reste transparent, vert plus ou moins turquoise	Gorge blanc opaque (femelle) ou avec une étroite bande transparente (mâle), région pectorale blanche, le reste transparent, turquoise
Franges	Très développées, sur l'avant-bras, la main, le tarse, le métatarse et l'orteil V	Absentes, seulement un repli cutané sur le doigt IV et l'orteil V	Main et doigt IV, métatarse et orteil V
Glande gulaire (mâle)	Sa partie postérieure peut être visible en arrière de la bande blanche mandibulaire	Entièrement visible	Masquée par la pigmentation blanche gulaire
Spinulation cutanée (mâle)	Présente	Absente	Très faible, le plus souvent absente
Taille mâles	26,5- **28,1** - 31 (*n* = 24)	23 - **23,8** - 24,5 (*n* = 5)	24 - **25,6** - 27 (*n* = 9)
Taille femelles	27 - **27,6** - 29 (*n* = 4)	-	26,5 - **27,3** - 28 (*n* = 8)

des membranes interdigitales facilitant l'adhérence a un support plan, sont autant de particularités qui temoignent d'une étroite adaptation a la vie sur les feuilles. Quant au comportement de garde des œufs, c'est par excellence une des stratégies de type K symptomatiques du milieu forestier équatorial

Même si la disparité numérique des genres *Alexteroon* (3 especes) et *Hyperolius* (plusieurs dizaines) ne facilite pas une comparaison écologique, il est evident que le cas des *Hyperolius* est tres different Les espèces d'*Hyperolius* sont en effet beaucoup plus nombreuses dans les milieux "ouverts" qu'à l'interieur de la forêt dense Les 24 especes d'*Hyperolius* du Cameroun offrent un bon echantillonnage des preferenda ecologiques du genre: elles se répartissent de la façon suivante (a) 4 especes savanicoles, (b) 13 especes propres aux milieux "secondarises ("farmbush") ou a des formations forestières à voûte discontinue telles que les raphiales ou les ripisylves mondables, (c) 7 especes seulement se reproduisant dans le sous-bois de la forêt dense Parmi ces dernières, plusieurs tolerent quand même la forêt degradee, a condition que la vegetation y soit haute et dense et les discontinuites peu etendues. Contrairement a ce que pourraient laisser croire les photos montrant des mâles d'*Hyperolius* chantant sur des feuilles, les *Hyperolius*, même forestiers, ne privilegient pas ce type de support et ne presentent pas d'adaptations particulières à la vie sur les feuilles.

Source : MNHN, Paris

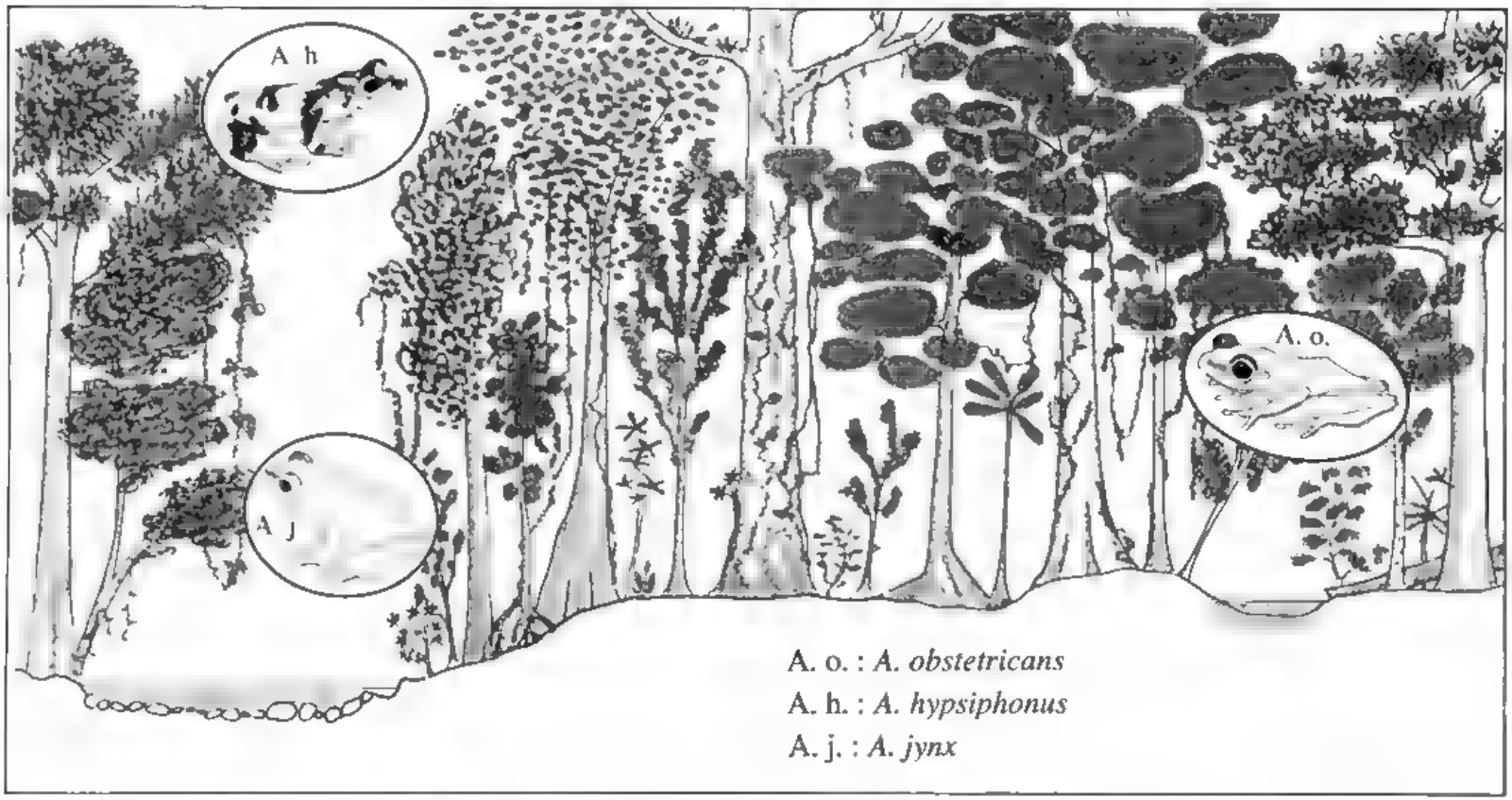


Fig. 13 — Transect illustrant la situation des postes de chant des mâles chez les trois espèces d'*Alytes*

Source : MNHN, Paris

(2) Les trois espèces d'*Alexteroon* émettent leurs appels et se reproduisent à proximité des cours d'eau. Cette *inféodation aux eaux courantes* est encore un point de divergence important par rapport aux *Hyperolius*. Aucune des 24 espèces camerounaises du genre n'est, en période de reproduction, associée aux eaux courantes (*H. cinnamomeoventris*, dans la zone forestière, appelle près de rivières coulant en milieu ouvert, mais la ponte et le développement s'effectuent dans des formations à hautes herbes où le courant est pratiquement nul). Les *Hyperolius* sylvicoles se reproduisent tous dans de petites collections d'eau stagnante dont le type le plus extrême est constitué par les aquariums naturels des trous d'arbres. Hors des frontières du Cameroun, il ne semble pas qu'il y ait des espèces d'*Hyperolius* se reproduisant en eau courante.

Cette différence dans le choix des sites de reproduction se répercute sur le comportement territorial des mâles vocalement actifs. Ce point a été brièvement évoqué par PERRET (1988) qui, après avoir rapporté mes observations sur la dispersion des mâles d'*A. obstetricans*, leur oppose les *Hyperolius* qui "chantent en famille" et dont les "émissions vocales plus sonores ou vibrantes sont quasi continuelles". Même si cette évocation est en partie erronée pour certaines espèces, elle correspond néanmoins à une réelle différence, que corroborent les observations faites sur les deux nouvelles espèces d'*Alexteroon*. Cette différence entre les deux genres rentre d'ailleurs dans le cadre plus général de l'opposition comportementale qui existe entre les Anoures des milieux ouverts et les Anoures sylvicoles: comme je l'ai déjà souligné (AMIET, 1989), la constitution de chœurs est beaucoup plus fréquente chez les premiers que chez les seconds. Parmi ces derniers, les postes de chant largement séparés sont pratiquement la règle chez les espèces, aussi bien arboricoles que terrestres, qui se reproduisent dans les cours d'eau ou dans leur proximité immédiate.

La double spécialisation des *Alexteroon* crée donc un clivage très net par rapport aux *Hyperolius*. En revanche, elle les rapproche, au point de vue biogéographique, de plusieurs genres qui, comme eux, sont sylvicoles et associés aux eaux courantes: la plupart ont une distribution plus ou moins étroitement centrée sur le Cameroun, ou y atteignent leur maximum de diversité spécifique (par exemple, *Conraua*, *Phrynodon*, *Cardioglossa*, tous les Astylosterninae, *Opisthothylax*). Ce type de distribution s'oppose à celui, beaucoup plus extensif, que présentent les *Hyperolius* mais aussi de grands genres tels que *Ptychadena*, *Phrynobatrachus*, *Arthroleptis*, *Leptopelis*, qui ont peuplé des milieux très divers dans toute l'Afrique subsaharienne, tout en restant indépendants des eaux courantes.

RELATIONS PHYLOGÉNIQUES ENTRE LES GENRES *ALEXTEROON* et *HYPEROLIUS*

Les genres *Alexteroon* et *Hyperolius* sont clairement distincts. Il n'en est pas moins évident qu'ils ont plus de caractères communs qu'ils n'en partagent avec les autres genres d'Hyperoliinae. A cet égard, la livrée de type MD d'*A. hypsiphonus* est très significative. Ce patron est en effet réalisé aussi chez d'assez nombreuses espèces d'*Hyperolius*, où il varie suivant diverses modalités déjà décrites en détail pour *H. platyceps*, *H. kuligae* et *H. adametzi* (AMIET, 1978*b*), *H. endjami*, *H. acutirostris* et *H. mosaicus* (AMIET, 1979*a*) et *H. bopeleti* (AMIET, 1979*b*). Je reviendrai dans un autre travail sur le fait que les espèces d'*Hyperolius* à

Source : MNHN, Paris

livrée de ce type sont probablement les plus "primitives" du genre. Dans l'immédiat, on considerera que le patron MD est une symplésiomorphie des genres *Alexteroon* et *Hyperolius*.

Les relations phylogéniques entre les deux genres peuvent être interprétees suivant deux scénarios differents.

(1) Parmi des *Hyperolius* à livree MD (peut-être assez semblables a l'actuel *H. bopeleti*?) se differencie une lignee qui s'adapte aux eaux courantes, devient strictement sylvicole et donnera ainsi naissance aux *Alexteroon*.

(2) Une *lignée pré-hyperolienne* se scinde en deux lignées caractérisées par des orientations écologiques distinctes.

(a) L'une, qui conduira aux *Alexteroon*, s'est confinée dans la forêt équatoriale, peut-être à une période où d'importants mouvements tectoniques le long de la "ligne du Cameroun" favorisaient l'eclosion de groupes associés aux eaux courantes (voir à ce sujet AMIET, 1980, 1989). Dans le milieu "conservateur" de la forêt équatoriale, elle a pu garder divers caractères herités de l'ancêtre pre-hyperolien (le tympan apparent, la région gulaire peu différenciee du mâle, les deux rangées de dents supra-buccales du têtard, sont peut-être dans ce cas) tout en acquérant les divers caractères adaptatifs évoqués plus haut.

(b) L'autre lignee, d'où sont issus les *Hyperolius*, a évité les contraintes d'une trop étroite spécialisation forestiere et d'une inféodation aux eaux courantes. Cela lui a permis de se diversifier dans les milieux les plus divers (y compris forestiers) et d'étendre son domaine à presque toute l'Afrique subsaharienne.

Ce second scenario fait l'économie d'hypothèses hasardeuses sur le remodelage de divers caractères hypérolien (par exemple, acquisition d'une rangée de dents supplémentaire chez le têtard, dédifférenciation de la région gulaire chez le mâle, réapparition du tympan, "desexualisation" de l'habitus). Il paraît de ce fait préférable au précedent et sera donc retenu ici. Dans cette perspective, *Alexteroon* et *Hyperolius* doivent être considérés comme des genres-frères.

RÉSUMÉ

Deux nouvelles especes de ranettes trouvees au Cameroun sont decrites dans le genre *Alexteroon*, jusqu'ici considéré comme monotypique. Ces espèces different d'*A. obstetricans* par plusieurs caracteristiques de leur morphologie et de leur etho-écologie (développement des franges portees par les membres, patron de coloration dorsal et ventral, aspect de la region gulaire, vocalisations, postes de chant, etc.). Leur distribution au Cameroun et leur cycle annuel d'activite vocale sont decrits, principalement a partir de nombreux releves auditifs. Une redefinition du genre *Alexteroon* est proposee et ses relations avec le genre *Hyperolius* sont discutées.

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

Le present travail renoue avec une production batrachologique interrompue pendant plusieurs années. Je suis reconnaissant a A. DUBOIS d'avoir encouragé et facilite ce retour aux Amphibiens. C.-P. BLANC, F. DOWSETT-LEMAIRE, M. LARGEN, A. OHLER, T. FRÉTEY et A. SCHIØTZ m'ont prête des specimens, fourni des documents sonores ou photographiques, ou m'ont fait beneficier de leurs conseils qu'ils trouvent ici l'expression de ma gratitude pour l'aide qu'ils m'ont ainsi apportée.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AHL, E., 1931. – Zur Systematik der Afrikanischen Arten der Baumfroschgattung *Hyperolius* (Amph. Anura). *Mitt. zool. Mus. Berlin*, **17**: 1-132.

AMIET, J.-L., 1972. – Notes faunistiques, éthologiques et ecologiques sur quelques Amphibiens Anoures du Cameroun. *Ann. Fac. Sci. Cameroun*, **9**: 127-153.

----- 1974*a*. – Le têtard d'*Hyperolius obstetricans* Ahl. *Bull. I.F.A.N.*, (A), **36** (4): 973-981.

----- 1974*b*. – La ponte et la larve d'*Opisthothylax immaculatus* Boulenger (Amphibien Anoure). *Ann. Fac. Sci. Cameroun*, **17**: 121-130.

----- 1975. – Ecologie et distribution des Amphibiens Anoures de la région de Nkongsamba (Cameroun). *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, **20**: 33-107.

----- 1978*a*. – Les Amphibiens Anoures de la région de Mamfe. *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, **25**: 189-219.

----- 1978*b*. – A propos d'*Hyperolius platyceps* (Boulenger), *H. kuligae* Mertens et *H. adametzi* Ahl (Amphibiens Anoures). *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, **25**: 221-256.

----- 1979*a*. – Un *Hyperolius* nouveau du Cameroun, *H. endjami* nov. sp. (Amphibia, Anura, Hyperoliidae). *Rev. suisse Zool.*, **87** (2): 445-460.

----- 1979*b*. – Description de l'adulte et de la larve d'*Hyperolius bopeleti* n. sp. (Amphibia, Anura, Hyperoliidae). *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, **26**: 113-124.

----- 1980. – Revision du genre *Leptodactylodon* Andersson (Amphibia, Anura, Astylosterninae). *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, **27**: 69-224.

----- 1981. – Ecologie, ethologie et developpement de *Phrynodon sandersoni* Parker (Amphibia, Anura, Ranidae). *Amphibia-Reptilia*, **2**: 1-13.

----- 1982. – La batrachofaune d'un secteur forestier du Cameroun, la region de Yaounde. *Mem. Mus. natn. Hist. nat.*, (n.s.), (A), *Zool.*, **132**: 29-42.

----- 1983. – Un essai de cartographie des Anoures du Cameroun. *Alytes*, **2** (4): 124-146.

----- 1989. – Quelques aspects de la biologie des Amphibiens Anoures du Cameroun. *Annec. biol.*, **28** (2): 73-136.

----- 1991. – Images d'Amphibiens camerounais. III. Le comportement de garde des œufs. *Alytes*, **9** (1): 15-22.

----- 1992. – Un *Leptopelis* méconnu de la faune forestière camerounaise (Amphibia, Anura, Hyperoliidae). *Alytes*, **9** (4): 89-102.

BRANDES, G. & SCHŒNICHEN, W., 1901. – Die Brutpflege der schwanzlosen Batrachier. *Abh. naturf. Ges. Halle*, **22**: 394-461.

DE LA RIVA, I., 1994. – Anfibios Anuros del Parque Nacional de Monte Alen, Rio Muni, Guinea Ecuatorial. *Rev. esp. Herp.*, **82**: 123-139.

LARGEN, M. J. & DOWSETT-LEMAIRE, F., 1991. – Amphibians (Anura) from the Kouilou River basin, Republique du Congo. *In*: R. J. DOWSETT & F. DOWSETT-LEMAIRE (red.), *Flore et faune du bassin du Kouilou, Congo, et leur exploitation*. Jupille-Liège: Tauraco Press, Tauraco Research Report Nr. 4: 145-168.

Source : MNHN, Paris

PERRET, J.-L., 1966. – Les Amphibiens du Cameroun. *Zool. Jb. (Syst.)*, **93**: 289-464.
----- 1988 – Sur quelques genres d'Hyperoliidae (Anura) restes en question. *Bull. Soc. neuchât. Sci. nat.*, **111**: 35-48.
SUCHEL, J.-B., 1972. – *La répartition des pluies et les régimes pluviométriques au Cameroun*. C.N.R.S., C.E.G.E.T., Travaux et documents de géographie tropicale, N°5: 1-287.

ANNEXE 1

LISTE DES ESPÈCES CITÉES

Amnirana asperrima (Perret, 1977). – *Bufo latifrons* Boulenger, 1900. – *Cardioglossa venusta* Amiet, 1972. – *Conraua robusta* Nieden, 1908. – *Hyperolius acutirostris* Peters, 1875. – *H. adametzi* Ahl, 1931. – *H. bopeleti* Amiet, 1979. – *H. cinnamomeoventris* Bocage, 1866. – *H. concolor* (Hallowell, 1844). – *H. endjami* Amiet, 1979. – *H. guttulatus* Gunther, 1859. – *H. kuligae* Mertens, 1940. – *H. mosaicus* Perret, 1959. – *H. phantasticus* (Boulenger, 1899). – *H. platyceps* (Boulenger, 1900). – *H. riggenbachi* (Nieden, 1910). – *H. tuberculatus* (Mocquard, 1897). – *Leptodactylodon bicolor* Amiet, 1971. – *Leptopelis omissus* Amiet, 1992. – *Opisthothylax immaculatus* (Boulenger, 1903). – *Petropedetes cameronensis* Reichenow, 1874. – *Phrynobatrachus cricogaster* Perret, 1957. – *P. werneri* (Nieden, 1910). – *Phrynodon sandersoni* Parker, 1935. – *Trichobatrachus robustus* Boulenger, 1900. – *Werneria preussi* (Matschie, 1893). – *W. tandyi* (Amiet, 1972). – *Wolterstorffina parvipalmata* (Werner, 1898).

ANNEXE 2

COORDONNÉES DES LOCALITÉS CAMEROUNAISES CITÉES

Avebe: 11°29'E, 3°19'N, env. 630 m. – Betenge: 9°13-14'E, 4°49-50'N; env. 800 m. – Bipindi: 10°25'E, 3°04'N; env. 80 m. – Edzomonn: 11°55-56'E, 3°53-54'N; 650-700 m. – Ekomtolo: 9°54-55'E, 4°50'N, 450-500 m. – Esse: 11°55-59'E, 4°07-10'N, 600-650 m. – Fopouanga: 10°11-12'E, 5°-5°01'N, 750-800 m. – Foulassi: 11°57'E, 2°59'N; env. 650 m. – Mahole: 9°36-37'E, 4°46-48'N, 200-300 m. – Mofako: 9°15'E, 4°51'N, 1000-1050 m. – Nyamtam (= Ndoungnok): 10°12'E, 4°30'N; env. 70 m. – Ototomo: 11°16-20'E, 3°38-42'N, env. 750 m. – Tékibo: 10°31-32'E, 4°40-41'N, env. 250 m. – Zamakoé: 11°31-33'E, 3°32-36'N; 650-700 m.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.

© ISSCA 2000

Source : MNHN, Paris

Description and variation of a new Brazilian species of the *Hyla rubicundula* group (Anura, Hylidae)

Marcelo Felgueiras NAPOLI & Ulisses CARAMASCHI

Departamento de Vertebrados, Museu Nacional/UFRJ,
Quinta da Boa Vista, 20940-040 Rio de Janeiro, RJ, Brazil
E-mail napoli@acd ufrj br

A new member of the *Hyla rubicundula* species group is described from Bela Vista, Mato Grosso do Sul, Brazil. The new species inhabits "cerrado" formations in central and southeastern Brazil, comprising three main geographic morphotypes. Intrapopulation and interpopulation variation is characterized in order to accurately determine the species limits. The analysis was based on external morphology and morphometrics. The new *Hyla* is characterized by being the largest in the *Hyla rubicundula* species group, having a stout body, lateral limits of dorsum under the lower border of the tympanum, immaculate dorsum, and rounded canthus rostralis.

INTRODUCTION

The *Hyla rubicundula* species group was defined by NAPOLI & CARAMASCHI (1998, 1999) and is known to comprise six species: *H. rubicundula* Reinhardt & Lütken, 1862; *H. tritaeniata* Bokermann, 1965, *H. anataliasiasi* Bokermann, 1972; *H. araguaya* Napoli & Caramaschi, 1998; *H. cerradensis* Napoli & Caramaschi, 1998, and *H. cachimbo* Napoli & Caramaschi, 1999.

Hyla rubicundula has the widest geographic distribution of all members of the group, occurring in southeastern, northeastern and central Brazil (NAPOLI & CARAMASCHI, 1999). Specimens from the Brazilian states of Mato Grosso, Mato Grosso do Sul and São Paulo are easily diagnosed from the topotypic samples (Lagoa Santa, Minas Gerais) by their greater size, robust body, distinct head shape, lateral limits of dorsum under the lower border of tympanum, and immaculate dorsum. These diagnostic characters suggest the presence of a new species.

Herein we describe a new species of the *Hyla rubicundula* group and report on intra- and interpopulation variation of this new species, in order to furnish accurate species limits.

Source : MNHN, Paris

Material and methods

Specimens used for descriptions or examined for comparisons are deposited in the following Brazilian collections. Célio F. B. Haddad Collection, deposited in the Departamento de Zoologia, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro (CFBH), Departamento de Zoologia, Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto (DZSJRP); Eugenio Izecksohn Collection, deposited in the Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (EI); Jorge Jim Collection, deposited in the Departamento de Zoologia, Universidade Estadual Paulista, Botucatu (JJ), Museu Nacional, Rio de Janeiro (MNRJ); Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo (MZUSP); Museu de História Natural, Universidade Estadual de Campinas (ZUEC).

We examined only adult males because of the rareness of females and juveniles in the samples. Larvae and advertisement calls are unknown. The specimens were sorted into morphotypes by similar morphology and proximity of localities. The measurements used in the account follow Napoli & Caramaschi (1998, 1999) and are in millimeters: SVL (snout-vent length), HL (head length), HW (head width), ED (eye diameter), UEW (upper eyelid width); IOD (interorbital distance); IND (internarial distance); TD (tympanum diameter), END (eye to nostril distance); NSD (nostril to tip of snout distance), UAR (upper arm); FAR (forearm); HAL (hand length); 3FD (third finger disk diameter), THL (thigh length); TL (tibia length); FL (foot length), and 4TD (fourth toe disk diameter). Webbing formula notation follows Savage & Heyer (1967) as modified by Myers & Duellman (1982).

Discriminant function analysis was used to analyze inter-population variation (Marcus, 1990), but without applying any method to remove the size effect in the groups (Reis et al., 1990). The groups under study were defined a priori, and the eigenvectors and their associated eigenvalues were obtained from a variance-covariance matrix. The degree of contribution of each morphometric character was determined by correlations between the original variables and the scores (loadings). The principal component analysis, "shearing method" (Humphries et al., 1981) and the multivariate allometric coefficients (Jolicoeur, 1963) were calculated in order to characterize differences in shape by size. We used a *t*-test to compare mean values between two morphometric characters of the same species (Sokal & Rohlf, 1981).

Hyla elianeae n.sp.

(fig. 1-2)

Holotype. — MNRJ 17297, adult male, collected at Bela Vista (ca. 22°06'S, 56°31'W), 180 m above sea level, State of Mato Grosso do Sul, Brazil, between 20 and 23 January 1967, by S. G. Nunes, S. T. Albuquerque, J. Jim and E. Izecksohn.

Paratypes. — Fifty-six adult males and five adult females (MNRJ 17209, 17226-17234, EI 8884-8934), collected with the holotype.

Source : MNHN, Paris

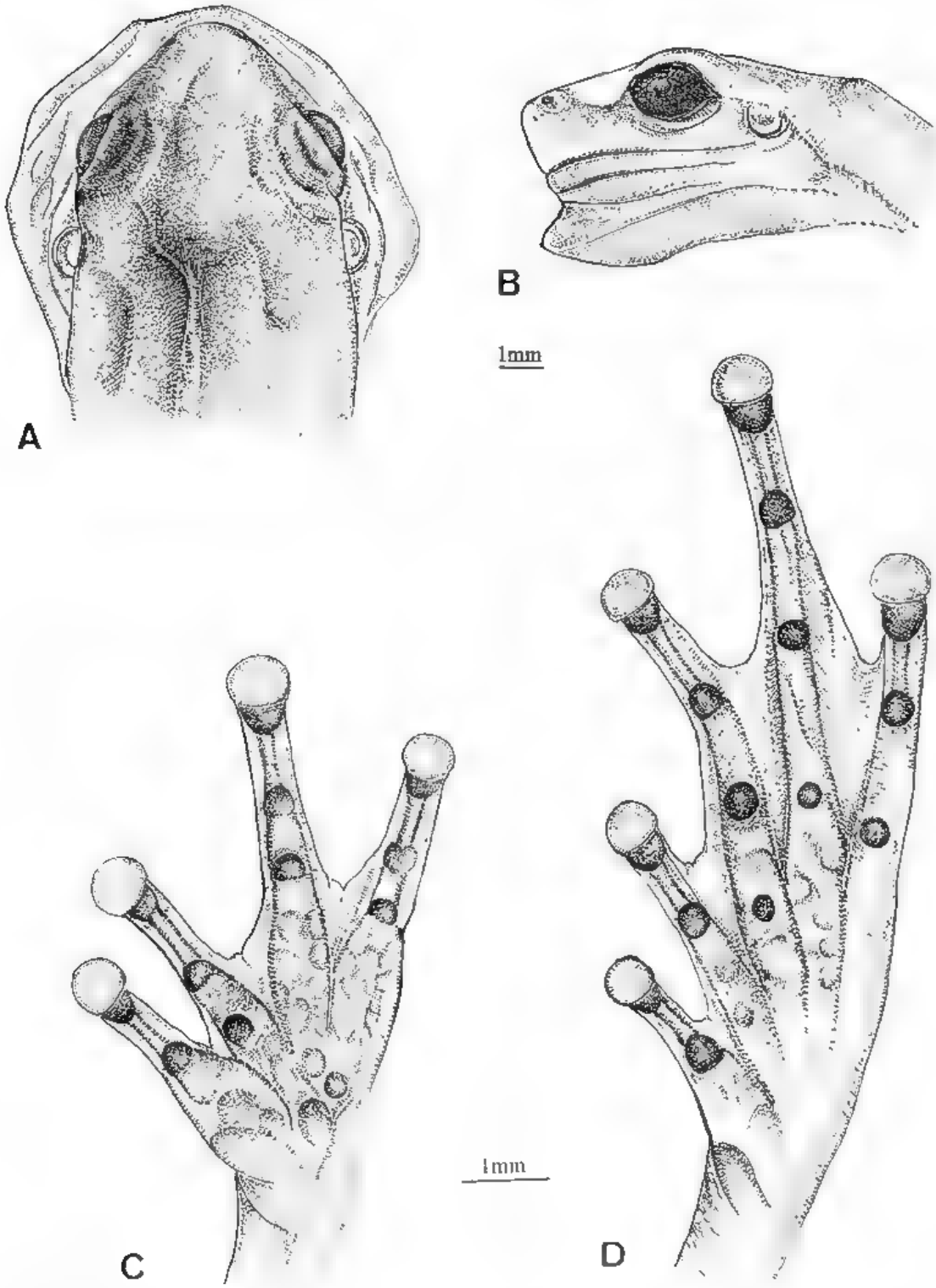


Fig 1 *Hyla chameae*, MNRJ 17297, holotype (A) Dorsal and (B) lateral views of head ventral views of (C) hand and (D) foot

Source : MNHN, Paris

Fig. 2. – Dorsal views of adult males of *Hyla chaneae*. (A) MNRJ 17204, Botucatu, São Paulo, (B) MNRJ 17296, Cachoeira do Marimbondo, São Paulo, (C) MNRJ 17297, holotype, Bela Vista, Mato Grosso do Sul.

Diagnosis. – Species characterized by the following combination of traits: (1) in life, dorsum consistently green, (2) in preservative, dorsal surfaces pink to violet, (3) snout-vent length 20.0-25.5 mm SVL in males and 25.0-26.0 mm in females, (4) dorsum immaculate, (5) body robust, (6) lateral limits of dorsum under the lower border of tympanum (fig. 3B1), (7) canthus rostralis rounded (fig. 1A-B).

Source : MNHN, Paris

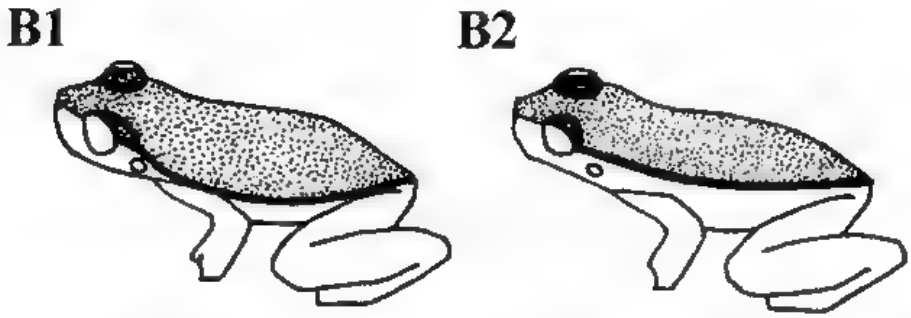


Fig. 3 – Standards for lateral limits of dorsum. (B1) under the lower border of tympanum, (B2) above the upper border of tympanum. Pattern B1 occurs in *H. elianeae*, while pattern B2 occurs in the other species of the *H. rubicundula* group.

The absence of a single mid-dorsal sacral stripe in *Hyla elianeae* distinguishes this species from *H. tritaeniata*, *H. araguaya* and *H. cerradensis*, which have such a pattern. No specimen of *H. elianeae* has two anterior divergent dorsal brown stripes fused with two brown sacral stripes, while many individuals of *H. anataliasiasi* have such a pattern. Furthermore, a broad and irregular dorsolateral stripe, with or without an upper white pinkish stripe is present in some specimens of *H. elianeae*, distinguishing this species from *H. anataliasiasi*, which has thin and well marked stripes. The lateral limits of dorsum in *H. elianeae* are under the lower border of the tympanum (fig. 3B1), while *H. anataliasiasi*, *H. cachimbo*, *H. tritaeniata*, *H. araguaya*, *H. cerradensis* and the specimens of *H. rubicundula* from State of Minas Gerais always have these above the tympanum (fig. 3B2). The absence in *H. elianeae* of a thin white stripe on the edges of tibia, above a thin brown stripe, distinguishes it from *H. rubicundula*, *H. anataliasiasi*, *H. tritaeniata*, *H. araguaya* and *H. cerradensis*, which may have these stripes. The presence in *H. elianeae* of a broad white pinkish stripe above a brown canthal stripe distinguishes it from *H. anataliasiasi*, *H. tritaeniata*, *H. araguaya* and *H. cerradensis*, which have the canthus well defined by a thin white stripe above a brown stripe. The head of *H. elianeae* is wider than long, its width contained about 3.4 times in the SVL, distinguishing it from *H. anataliasiasi*, which has the head longer than wide, its width contained about 3.6 times in the SVL. The snout in *H. elianeae* is rounded, truncate or slightly acuminate, while in *H. cachimbo* it is strongly protruding. The canthus rostralis in specimens of *H. elianeae* from central Brazil and northern State of São Paulo is rounded and not well defined. The canthus rostralis of other species of the *H. rubicundula* group is flat and well defined. The robust body and the maximum SVL in *H. elianeae* (20.0-25.5 mm in males, 25.0-26.0 mm in females) distinguish this species from *H. cachimbo* (19.8-21.0 mm in males; 24.2 mm in female), *H. rubicundula* (18.0-23.4 mm in males; 21.6-25.1 mm in females), *H. anataliasiasi* (16.0-21.8 mm in males, 16.6-21.6 mm in females), *H. tritaeniata* (17.6-20.9 mm, 20.6-21.5 mm in females), *H. araguaya* (18.9-20.5 mm in males) and *H. cerradensis* (18.9-19.3 mm in males).

Description. This description is based on specimens from Bela Vista, Mato Grosso do Sul only, which is the best sampled and most morphologically homogeneous population. The other geographic samples will be characterized within the geographic variation section. Descriptive statistics for the type series are furnished in tab. 1.

Source : MNHN, Paris

Table 1 - Descriptive statistics of morphometric characters for *Hyla elianeae* from central Brazil *n*, number of specimens for which data are available, *x*, arithmetic mean, *min*, minimum value, *max*, maximum value, *s*, standard deviation, *CV*, coefficient of variation

Characters	Males						Females ($n = 5$)				
	n	*x*	*min*	*max*	*s*	*CV*	*x*	*min*	*max*	*s*	*CV*
SVL	66	23 59	20 7	25 5	1 15	4 89	25 75	25 4	25 9	0 18	0 72
HW	66	6 99	6 2	7 6	0 31	4 47	7 58	7 4	7.7	0 12	1 58
HL	66	6 87	6 1	7 3	0 25	3 70	7 47	7 3	7 6	0 15	2 09
ED	66	2 49	2 1	2 8	0 13	5 27	2 63	2 5	2 7	0 08	3 18
UEW	62	1 60	1 2	1 8	0 12	7 76	1 37	1 2	1 5	0 14	10 49
IOD	62	2 14	1 8	2 9	0 21	9 94	2 58	2.5	2.7	0 14	5 58
END	66	1 71	1 5	1 9	0 11	6 58	1 80	1 7	1 8	0 05	2 77
IND	66	1 57	1 4	1 9	0 09	6 33	1 66	1 5	1 7	0 08	5 38
THL	66	10 92	9 2	12 2	0 59	5 47	12 05	11 8	12 3	0 20	1 71
TL	66	10 94	9 4	12 5	0 62	5 68	12 11	11 7	12 6	0 36	2 98
TD	65	1 08	0 8	1 4	0 10	9 60	1 25	1 1	1 5	0 14	11 31
NSD	66	1 20	1 0	1 4	0 07	6 24	1 22	1 1	1 3	0 08	6 85
UAR	65	6 33	5 5	7 3	0 38	6 15	6 58	5 7	7 2	0 66	10 03
FAR	65	4 11	3 3	5 3	0 38	9 35	4 18	3 8	4 6	0 33	7 91
HAL	65	6 49	5 6	7 6	0 39	6 12	7 10	6 6	7.6	0 42	5 95
3FD	66	0 97	0 7	1 8	0 16	17 11	1 03	0 9	1 1	0 09	9 46
FL	65	16 06	14 0	17 9	0 85	5 31	17 71	17 0	18 3	0 51	2 90
4TD	65	0 85	0 6	1 0	0 07	9 05	1 00	0 8	1 1	0 10	10 00

Body robust, head wider than long ($t = 2\ 46$, $n = 66$, $P < 0\ 0001$); internarial distance smaller than eye-nostril distance ($t = 7\ 95$, $n = 66$, $P < 0.0001$) and eye diameter ($t = 45\ 55$, $n = 66$, $P < 0.0001$), eye diameter greater than eye-nostril distance ($t = 36\ 66$, $n = 66$, $P < 0\ 0001$), snout truncate, acuminate or rounded in dorsal outline, and truncate or rounded in lateral outline, nostrils slightly protuberant, directed laterally or slightly forward, sometimes located on small raised areas, making the internarial region appear furrowed; canthus rostralis rounded, not well defined, loreal region oblique; eyes slightly or moderately prominent, tympanum distinct, nearly circular; supratympanic fold sometimes present, covering partially the tympanum, vocal sac single, subgular, tongue cordiform or ovoid, vomerine teeth present in two patches between choanae, irregular in shape and position. Forearm more robust than arm, shorter ($t = 32.86$, $n = 65$, $P < 0\ 0001$), hands with a distinct palmar tubercle (fig. 1C), prepollex distinct, subarticular tubercles rounded; distal tubercle of third and fourth fingers sometimes bifid; supernumerary tubercles present, third finger disk diameter greater than fourth toe disk ($t = 4\ 92$, $n = 65$, $P < 0\ 00001$), modal webbing formula I 2 [illegible] 2 [illegible] II 2^+

Source : MNHN, Paris

Table 2 Descriptive statistical tables of morphometric characters for *Hyla elianeae* from southern São Paulo (morphotype SSP) and northern São Paulo (morphotype NSP) *n*, number of specimens for which data are available, *x*, arithmetic mean, *min*, minimum value, *max*, maximum value, *s*, standard deviation; *CV*, coefficient of variation

Characters	Morphotype SSP							Morphotype NSP						
	Males						Female (n = 1)	Males						Female (n = 1)
	n	*x*	*min*	*max*	*s*	*CV*		*n*	*x*	*min*	*max*	*s*	*CV*	
SVL	46	22 87	20.1	25 1	1 05	4 59	25 1	23	22 93	21.5	25.5	1 02	4 46	25 8
HW	46	6 72	6.0	7.3	0.32	4.79	6 9	23	6.78	6.4	7.7	0.34	5 14	7 2
HL	46	6 56	6 0	7.1	0 25	3.82	7 4	23	6 76	6.7	6 2	7.35	3 98	7 1
ED	46	2 37	2.0	2 7	0 11	4.71	2 7	23	2.57	2 2	3 0	0.17	6 87	2 5
UEW	44	1 57	1.2	1 9	0 15	10 03	1 5	23	1 59	1.2	2 1	0.15	10 02	1.7
IOD	44	2 23	1 8	2 6	0 14	6 65	2 5	22	2 27	1.7	2 7	0 18	7 93	2 3
END	46	1.70	1 4	2 0	0 13	7.74	1.7	23	1 58	1 4	1 8	0 12	7.98	1 6
IND	46	1 56	1.4	1 8	0 08	5 22	1 7	23	1 50	1 4	1.7	0 07	4 92	1 5
THL	44	11 02	9 6	11 9	0 57	5 18	11.4	22	10 54	9 4	11 5	0 59	5 65	11 4
TL	46	11 09	9.6	12.5	0.56	5.13	11.7	23	10 92	9.9	11.9	0.53	4 91	11 4
TD	46	0 99	0 8	1.3	0.09	9.40	1.2	22	1 00	0 8	1.2	0.10	10 60	1 2
NSD	46	1.19	1 0	1 5	0 11	9 45	1.2	23	1 13	1 0	1.2	0 07	6 20	1 1
UAR	46	6 28	5.6	6 8	0 28	4 55	6 8	23	6 43	5 7	7 1	0 37	5 86	7 0
FAR	46	4 11	3.6	4 9	0 25	6 08	4 3	23	4 11	3 4	4 9	0 40	9 84	3 9
HAL	46	6 51	5 4	7.2	0 40	6 22	6 5	23	6 24	5 6	7 2	0 39	6 27	6 7
3FD	46	0 86	0 5	1 0	0 10	11 85	0 9	23	0 96	0.8	1 2	0.09	9 53	1 0
FL	46	16 17	14 2	18 2	0 89	5 53	17 0	23	15 74	14.3	17 2	0.84	5.35	16 7
4TD	44	0 82	0 5	1 1	0 11	14 54	0 8	22	0 86	0.6	1 1	0.12	13 98	1 0

Source MNHN, Paris

Table 3. Frequency of dorsal head shape patterns among morphotypes SSP, NSP and CBR. The patterns are illustrated in fig. 4. Numbers in parentheses indicate the percentage of the state for each morphotype. *n*, number of specimens for which data are available, *, specimens considered juveniles or subadults

Morphotypes	*n*	A1	A2	A3	A4	A5	A6
SSP	49	21 (43)	14 (28)	13 (26)			1 (2)
NSP	37		4 (10)*		10 (27)	23 (62)	
CBR	66		20 (30)				46 (69)

– 3 ¼ III 3 – 2 ¼ IV. Legs moderately robust; femur and tibia approximately same size and length ($t = 0.17$, $n = 66$, $P < 0.87$); sum of femur and tibia lengths smaller than SVL ($t = 8.57$, $n = 66$, $P < 0.0001$), foot with subarticular tubercles always rounded (fig. 1D); supernumerary tubercles variable in shape and number; toe disks slender, modal webbing formula, I 1 ½ – 2 ¼ II 1⁺ – 2 ¼ III 1 ½ – 2 ¼ IV 2 ½ – 1⁺ V

Color in preservative. Dorsum reddish to pinkish brown, immaculate; canthus rostralis, although not well defined, sometimes delimited inferiorly by a brown stripe; loreal region with a variable degree of melanization, a dorsolateral brown stripe sometimes present on the flanks, extending from the posterior corner of orbit to near the groin, sometimes bordered above by a white pinkish stripe, thigh light brown, immaculate, a brown stripe sometimes present on the anterior and posterior edges of the upper surface of tibia, in addition to random dorsal dark brown dots. Ventral surfaces immaculate buff

Measurements of holotype SVL 25.5; HW 7.5; HL 7.3; ED 2.4; UEW 1.6; IOD 2.0, END 1.8, IND 1.7; THL 11.5, TL 12.2; TD 1.1; NSD 1.3, LAR 6.7, FAR 4.3, HAL 7.3, 3FD 0.9, FL 17.9; 4TD 0.8

Geographic variation. Three main geographic morphotypes were diagnosed (fig. 2), and were named and coded as follows (each entry in coded series contains the code, the code name, the number of specimens analyzed, and the localities where the samples came from): (1) SSP, "southern São Paulo", *n* = 58 (Minas Gerais, Belo Horizonte; São Paulo: Botucatu, Campinas, Corumbatai, Itapeva, Jaguariúna, Paulinia, Pindamonhangaba, Pirassununga and Sumaré), (2) NSP, "northern São Paulo", *n* = 37 (São Paulo: Icém, Indiaporã and Pirassununga), (3) CBR, "central Brazil", *n* = 72 (Goias: Rio Verde, Mato Grosso, Caceres, Mato Grosso do Sul: Bela Vista and Estância Caiman). Descriptive statistics of each morphotype are furnished in tab. 1-2.

The specimens from southern São Paulo (morphotype SSP) differ from the type specimens (morphotype CBR) by the presence of the following characteristics: dorsum sometimes purple and sometimes with additional melanization, absence of a lateral white pinkish stripe, snout profile sometimes protruding; canthus rostralis distinct, dorsal head shape patterns A1-A3 (fig. 4; tab. 3); modal palmar webbing formula, I 2 ½ – 2⁺ II 2 – 2 ¼ III 3 – 2⁺ IV; legs slender; modal plantar webbing formula, I 1 ¼ – 2⁺ II 1⁺ – 2 ¼ III 1 ½ – 2⁺ IV 2⁺ – 1⁺ V.

Source : MNHN, Paris

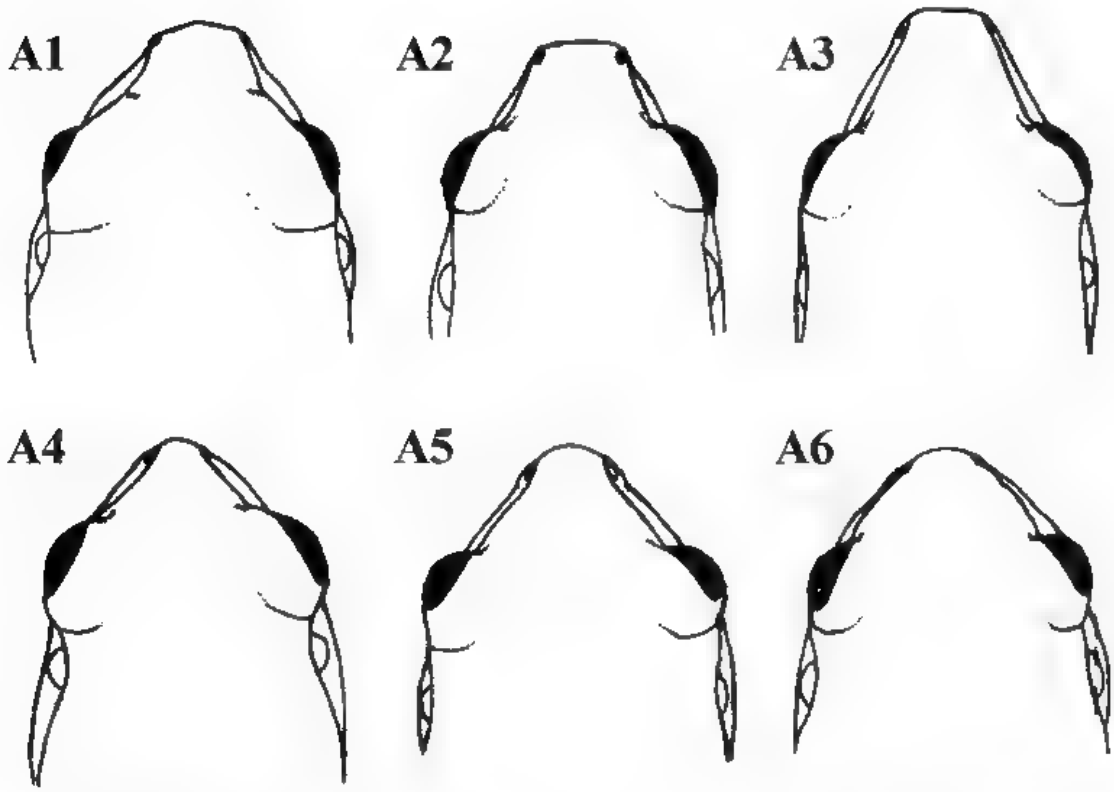


Fig. 4 – Standards for dorsal head shape patterns. (A1) and (A3) southern São Paulo (morphotype SSP), (A4) and (A5) northern São Paulo (morphotype NSP), (A6) central Brazil (morphotype CBR), pattern (A2) occurs among the smallest specimens within the three morphotypes, including adults and juveniles.

The specimens from northern São Paulo (morphotype NSP) differ from the type specimens (morphotype CBR) by the presence of the following characteristics: dorsum with additional melanization, head as long as wide ($t = 0.62$, $n = 23$, $P = 0.53$), snout acuminate or truncate in dorsal outline, rounded or slightly truncate in lateral outline, canthus rostralis distinct and rounded, eyes very prominent, dorsal head shape patterns A4-A5 (fig. 4, tab. 3), prepollex slightly developed; modal webbing formulae, I 2 ¼ – 2 ¾ II 2 – 3 ½ III 3 – 2 ½ IV, legs slender, femur and tibia approximately with the same size, femur longer than tibia ($t = 2.18$, $n = 22$, $P = 0.03$), supernumerary tubercles indistinct, modal plantar webbing formulae, I 1 ¼ – 2 ¼ II 1^+ — 2 ¼ III 1 ¼ – 2 ¼ IV 2^+ – 1^+ V.

Multiple discriminant function analysis was used to analyze morphological variation among morphotypes SSP, NSP and CBR, using 18 measurement variables (fig. 5). There was no statistical difference among mean values of SVL for the three morphotypes analyzed, which implies similar "size" among the samples. Two significant canonical axes (Wilks $P < 0.05$) resulted from this analysis, representing 100 % of the total variation. Both canonical vectors alternated positive and negative coefficient values (tab. 4A), which implies variation in "shape" (HUMPHRIES et al., 1981). However, SVL had the fourth largest significant loading in

Source : MNHN, Paris

Tab.e 4 A. standardized coefficients and loadings from discriminant function analysis for morphometric characters of combined samples from morphotypes SSP, NSP and CBR (fig 5) B standardized coefficients from principal component analysis ("shearing method") of combined samples areas of morphotype SSP (fig 8A) C, standardized coefficients and loadings from discriminant function analysis for morphometric characters of the combined geographic samples of morphotypes SSP and NSP (fig 9) D, standardized coefficients from principal component analysis ("shearing method") of combined dorsal head shape patterns A2 and A6 of morphotype CBR (fig 10A)

r Pearson correlation coefficient of the original data with the scores obtained from the discriminant function analysis (loadings), ns, not significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.02$, *** $P < 0.01$

Characters	A				B		C				D	
	VCI	VCII	*r* (I)	*r* (II)	PCI	PCII	VCI	VCII	*r* (I)	*r* (II)	PCI	PCII
SVL	-0.36	-0.16	-0.35***	-0.03ns	0.22	0.11	0	0.79	0.28*	0.65***	0.25	-0.06
HW	-0.62	0.35	-0.45***	-0.01ns	0.21	0.11	-0.69	-0.19	0.13ns	0.64***	0.12	-0.02
HL	-0.61	0.60	-0.54***	0.21*	0.14	0.07	-0.39	0.22	-0.11ns	0.61***	0.08	-0.01
ED	-0.07	0.35	-0.27***	0.57***	0.07	0.01	-0.57	-0.14	-0.52***	0.38***	0.02	0.01
UEW	0.44	0.25	-0.03ns	0.11ns	0.51	0.26	0.13	1.02	0.11ns	0.65***	0.11	-0.02
IOD	0.40	0.26	0.30***	0.12ns	—	—	-0.16	0	-0.12ns	-0.06ns	0.11	-0.03
END	-0.07	-0.50	-0.20*	-0.51***	0.33	0.17	0.57	-0.16	0.66***	0.36***	0.27	-0.07
IND	-0.13	-0.48	-0.05ns	-0.36***	0.17	0.09	0.45	-0.83	0.61***	0.17ns	0.27	-0.07
THL	-0.82	-1.37	0.00ns	-0.37***	0.28	0.14	0.53	0.28	0.65***	0.44***	0.29	-0.07
TL	1.98	1.12	0.15ns	-0.15ns	0.28	0.15	-0.52	-0.37	0.46***	0.53***	0.15	-0.06
TD	-0.40	-0.30	0.52***	-0.05ns	0.06	0.03	-0.06	-0.45	-0.08ns	-0.07ns	0.21	-0.05
NSD	0.12	-0.08	-0.15ns	-0.31***	0.25	0.10	0.20	0.36	0.51***	0.40***	0.26	-0.06
UAR	0.24	0.35	0.01ns	0.20*	0.11	0.02	0.13	0.51	-0.11ns	0.52***	0.20	0.00
FAR	-0.03	-0.19	0.06ns	0.00ns	0.21	0.11	-0.08	0.42	0.18ns	0.45***	0.25	-0.06
HAL	0.06	-0.34	-0.04ns	-0.32***	0.27	0.12	0.40	0.62	0.62***	0.47***	0.25	-0.06
3FD	-0.39	-0.01	-0.28***	0.29***	0.08	-0.15	-0.76	0.09	-0.37***	0.39***	0.46	-0.17
FL	0.00	-0.06	0.04ns	-0.24**	0.28	0.15	0.47	-0.69	0.54***	0.51***	0.22	-0.05
4TD	0.37	0.06	-0.00ns	0.14	0.12	-0.16	0.70	-0.21	-0.05ns	0.32**	0.14	-0.03

Source : MNHN, Paris

the first canonical vector (tab. 4A), which implies that this axis is strongly weighted by "size", while SVL is not significant in the second canonical vector. The morphotype NSP is best discriminated from the others, but morphotypes SSP and CBR are only partially discriminated from each other. This result supports the existence of three main geographic morphotypes, further analysed below.

Variation within SSP. The specimens from southern São Paulo (morphotype SSP) were grouped into three areas (Ia, IIa and IIIa) based on geographic proximity and morphological similarity, in order to analyze morphological variation throughout the "cerrado" corridor of São Paulo (fig. 6).

Distributions of dorsal head shape patterns were determined for each of the three areas and the observed frequencies were tested against expected frequencies (based on frequency of distribution for entire sample of SSP) with a chi-square test (χ^2). Areas IIa and IIIa had to be combined in order not to violate minimum cell-size requirements for χ^2 analyses (SOKAL & ROHLF, 1981). A statistically significant difference among areas Ia and IIa/IIIa was observed ($\chi^2 = 31.63$, $df = 1$, $P < 0.001$), suggesting a directional cline (fig. 7A). This result may be caused by different mean values for SVL between areas Ia and IIa/IIIa (Ia = 23.62; IIa/IIIa = 22.01; $t = 6.09$, $df = 37$, $P < 0.001$), perhaps representing ontogenetic changes. In order to verify this hypothesis, we analyzed the combined sample areas Ia and IIa/IIIa by principal component analysis, using the "shearing method" of HUMPHRIES et al. (1981). The areas Ia and IIa, which lack differences in SVL means, were combined in order to increase the number of specimens per area. The individual scores were projected in the space of the first two axes (fig. 8A). The coefficients of the second component have both positive and negative values (variation in "shape") and are dependent on the coefficients of the first component, in which all coefficients have the same signal (tab. 4B), denoting variation in "size" (HUMPHRIES et al., 1981). Note that the largest specimens of area IIa/IIIa are similar to the smallest specimens of area Ia. Thus, the variation in "shape" is allometric, where each character measured furnishes different allometries to form the general shape of an adult specimen. Besides, the ontogenetic trajectories A and B (fig. 8A) of the two samples (RIIS et al., 1988) are very similar, supporting the hypothesis that both came from the same population. The different contribution of each character measured can be estimated by multivariate allometric coefficients (JOLICOEUR, 1963), which allow us to project the changes in shape over size increments (fig. 8B).

Variation within NSP. – Specimens from northern São Paulo (morphotype NSP) are from three localities, one of which (Cachoeira de Emas, Pirassununga) is a common area with morphotype SSP. These samples were represented as areas Ib, IIb and IIIb (fig. 6). Areas Ib and IIb, and some dorsal head shape patterns, were combined so as not to violate the minimum cell-size requirements for χ^2 test during the pattern analysis.

The dorsal head shape patterns were statistically different between areas Ib/IIb and IIIb ($\chi^2 = 15.38$, $df = 1$, $P < 0.001$). The distribution patterns within the three original areas (fig. 7B) showed a directional cline for patterns A4 and A5/A6 (joined by similar shape), though without statistical inference. The specimens from area IIIb (Pirassununga) were not easily associated to morphotype NSP, four of them resembling an intermediate head shape between NSP and SSP morphotypes, and having the same size as SSP specimens in this area. These facts suggest interbreeding between SSP and NSP, as indicated by the directional cline

Source : MNHN, Paris

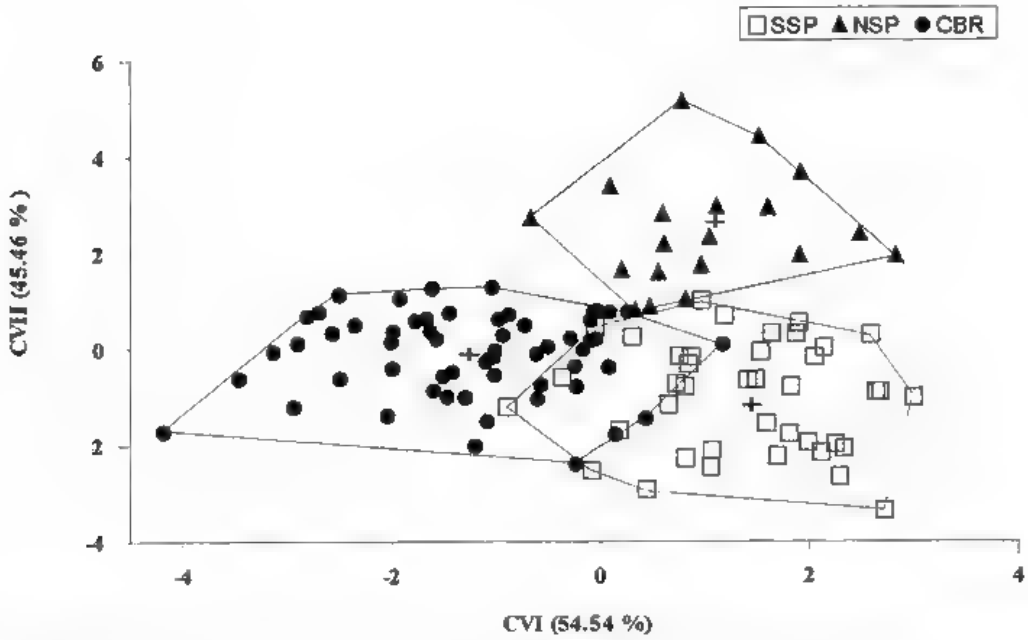


Fig. 5 - Projection of individual scores resulted from the multiple discriminant function analysis for 18 morphometric characters of the combined samples of morphotypes SSP, NSP and CBR in the space of the first with the second canonical axes.

for dorsal head shape patterns in both directions. In order to analyze the patterns of morphological variance between the morphotypes NSP and SSP, we combined them in a single discriminant function analysis, joining some geographic samples, based on geographic proximity and morphological similarity, to increase the number of specimens in the groups analyzed. Only two statistically significant canonical vectors were obtained (Wilks $P < 0.05$), and the scores were projected in the space of these two axes (fig. 9). The coefficients from the first and second canonical axis have both positive and negative values (tab. 4C), representing "shape" (Humphries et al., 1981). The first axis discriminates the morphotype SSP from NSP. The second axis partially discriminates the geographic samples of each morphotype, and in morphotype SSP the discrimination follows exactly a latitudinal gradient throughout the "cerrado" corridor of São Paulo. Moreover, SVL has the largest loading in the second axis (tab. 4C), which implies that the "size" strongly contributes for the discrimination. Note that the samples of morphotypes SSP and NSP from Pirassununga are morphologically very similar. This analysis supports our previous conclusion that there is interbreeding between morphotypes SSP and NSP, stated by the directional cline for dorsal head shape patterns in both directions, and that SSP and NSP belong to the same species, *Hyla elianae*.

Variation within CBR – Three geographic samples of morphotype CBR were examined (fig. 6): Bela Vista and Estância Caiman, State of Mato Grosso do Sul, Cáceres, State of Mato Grosso. The samples from Mato Grosso do Sul were combined based on geographic proximity, morphological similarity and because Estância Caiman sample has only four specimens.

Source : MNHN, Paris

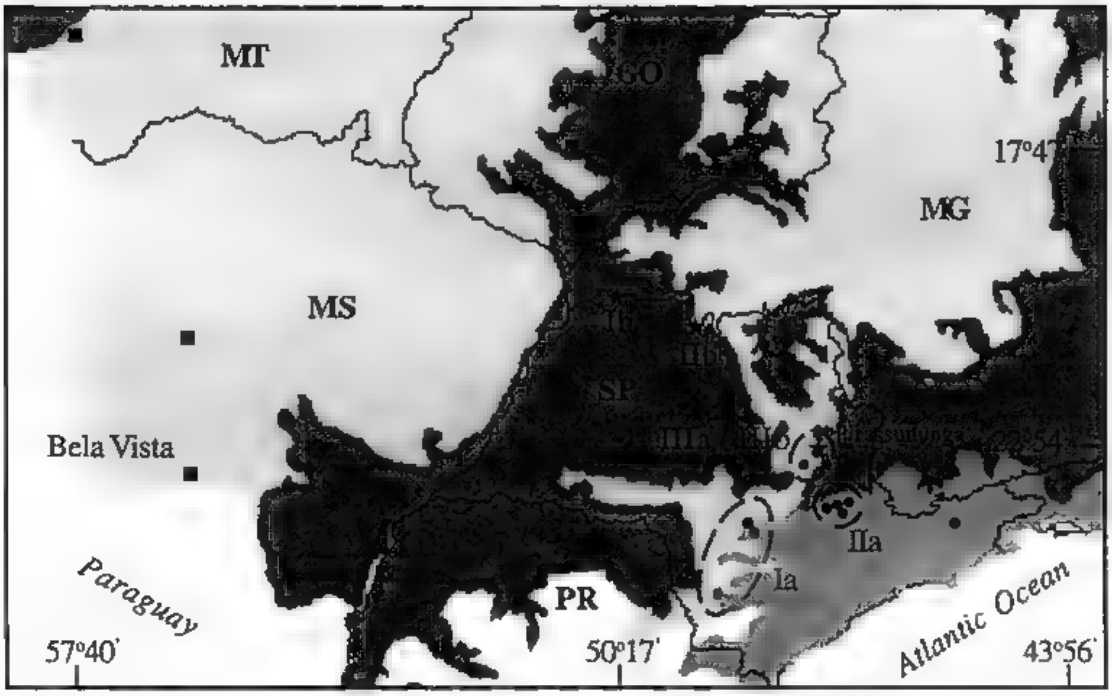


Fig 6 Geographic distribution of morphotypes SSP (circles), NSP (stars) and CBR (squares) of *Hyla elianae* in Brazil In order to analyze morphological variation, nine geographic samples of morphotype SSP throughout the "cerrado" corridor of São Paulo were grouped into three areas (Ia, IIa and IIIa) based on geographic proximity and morphological similarity The samples of morphotype NSP were named Ib, IIb and IIIb following the same criteria Shadings represent, from darker to lighter, respectively deciduous tropical forest, Atlantic forest, and "cerrado" GO, State of Goias, MG, State of Minas Gerais, MS, State of Mato Grosso do Sul, MT, State of Mato Grosso, PR, State of Paraná; SP, State of São Paulo

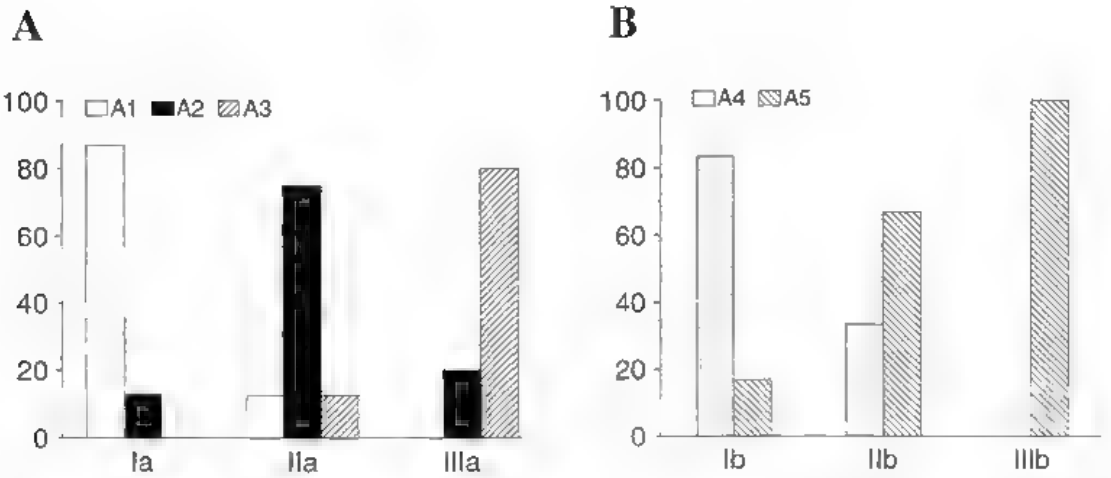
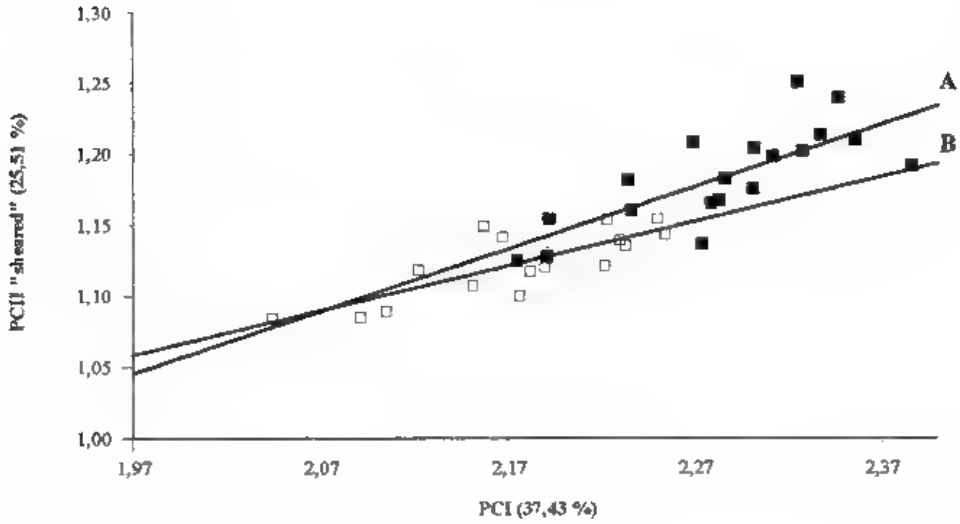
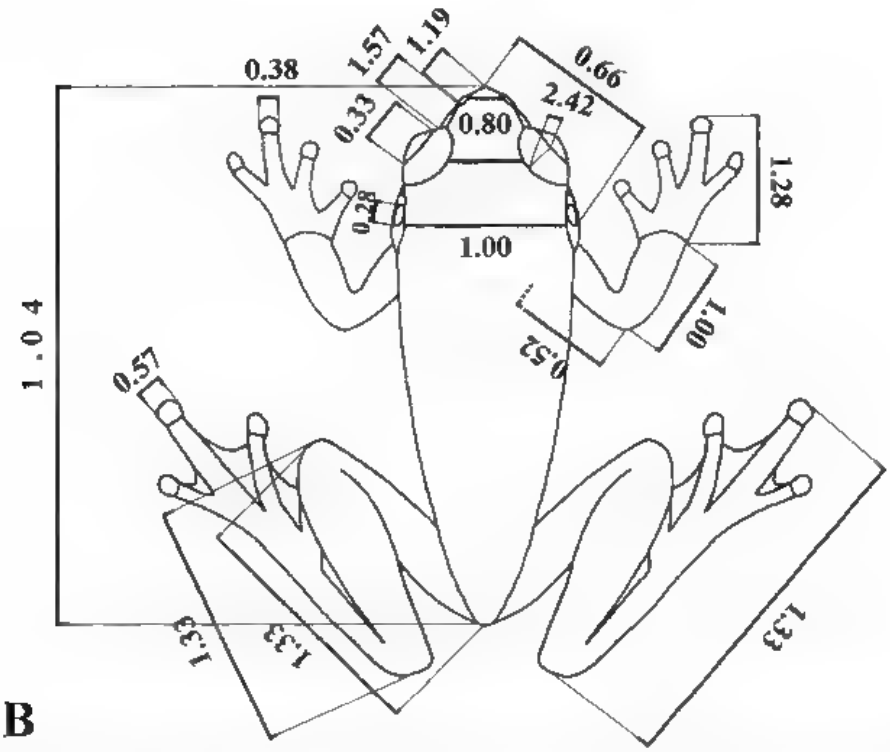


Fig 7 Frequency in percentage, of dorsal head shape patterns obtained in (A) morphotype SSP, and (B) morphotype NSP for areas delimited in fig 6. Standards of each pattern are in fig 4

Source : MNHN, Paris



A



B

Fig. 8 — (A) Projection of individual scores resulting from the principal component analysis, using the "shearing method" (HUMPHRIES et al., 1981), of 17 morphometric characters for the combined sample areas Ia (close squares) and IIa/IIIa (open squares) from morphotype SSP (fig. 6). A and B are regression lines of the individual scores of the second component by the first, respectively, for sample areas Ia and IIa/IIIa (ontogenetic trajectories). Both regressions are statistically significant for $P < 0.01$. (B) Allometric multivariate coefficients for combined sample areas Ia, IIa and IIIa of morphotype SSP. A value lower than 1 indicates negative allometry, higher than 1, positive allometry; equal to 1, an isometric character.

Source : MNHN, Paris

The analysis of the dorsal head shape patterns showed differences in degree and kind between the two samples. Specimens from Cáceres have only character A6, while specimens from Bela Vista/Estância Caiman have characters A2 and A6. The pattern A6 occurs in the largest specimens and A2 in the smallest ones. In order to verify if the occurrence of three kinds of dorsal head shape patterns is caused by ontogenetic changes, we analyzed the combined patterns A6 (largest specimens) and A2 (smallest specimens) by the principal component analysis, using the "shearing method" (HUMPHRIES et al., 1981). Individual scores were projected in the space of the first two principal components (fig. 10A). The first axis has all coefficients with positive values (variation in "size") and the second has coefficients with both positive and negative values (tab. 4D), denoting variation in "shape" (HUMPHRIES et al., 1981). The result denotes a clear variation in "shape" by "size", that is, the successive changes from pattern A2 to A6. The different contribution of each character measured can be estimated by multivariate allometric coefficients (JOLICOEUR, 1963), which allow us to project the changes in shape over size increments (fig. 10B).

Comparing these coefficients with those obtained from morphotype SSP (fig. 8B), we may observe that variables END, UEW, NSD, TD and UAR are the most different. The first three variables reflect the main differences in head shape between these two morphotypes, where morphotype SSP has adult specimens with longer snouts, less prominent eyes and more truncate snouts than morphotype CBR.

However, it is questionable if the differences observed in dorsal head shape (fig. 4) are correlated with different size distributions available for the three geographic morphotypes. In order to use an appropriate measure of size, the first principal component for each morphotype was extracted. The correlations (Pearson) of the scores of each first principal component with dorsal head shape patterns observed in each morphotype were calculated. The morphotypes SSP, NSP and CBR had statistical significant correlations between size and dorsal head shape patterns (respectively, $r = 0.58$, $n = 38$, $P < 0.0001$, $r = 0.55$, $n = 50$, $P < 0.0001$; $r = -0.43$, $n = 27$, $P < 0.02$). Within the three morphotypes, pattern A2 occurs in the smallest specimens, and patterns A1, A4, A5 and A6 occur in the largest specimens. Thus, the smallest individuals of the three morphotypes have similar dorsal head shape (pattern A2), that become different over size increments. This fact explains the partial superposition of morphotypes SSP and CBR and the best discrimination for morphotype NSP observed in fig. 5, where morphotype NSP has less small individuals than morphotypes SSP and CBR. This result also explains the morphological proximity of morphotypes SSP and NSP within geographic samples where both have the smallest specimens (fig. 9).

Geographic remarks and taxonomic conclusions. Some geographic considerations may aid the understanding of the morphological diversity of the samples under study. The species of the *Hyla rubicundula* group occur only in "cerrado" formations and are never found in tropical rainforests. In the State of São Paulo, "cerrado" formations occur from the boundaries of Botucatu to the north of the state, throughout a strait band in Depressão Periferica Paulista ("cerrado" corridor, fig. 6). These areas are discontinuous islands surrounded by "cuestas" and scarps covered by tropical rainforests. This fact suggests a certain geographic isolation among these populations and may explain the morphological variation observed. The "cerrado" corridor seems to act as the only possible path for interaction

Source : MNHN, Paris

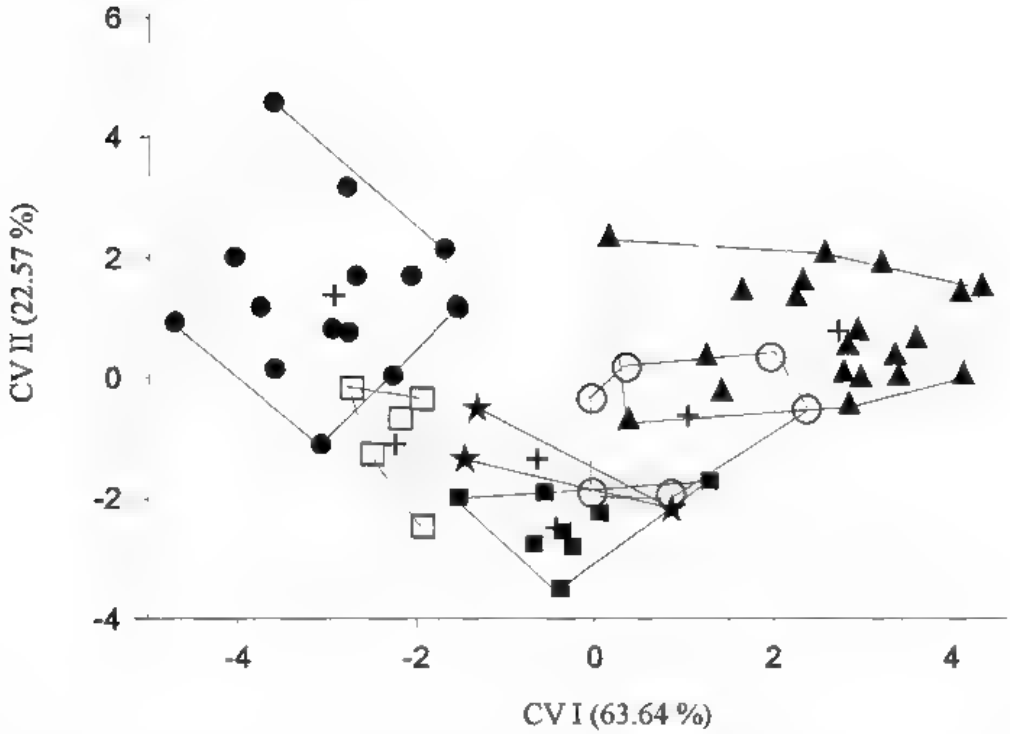
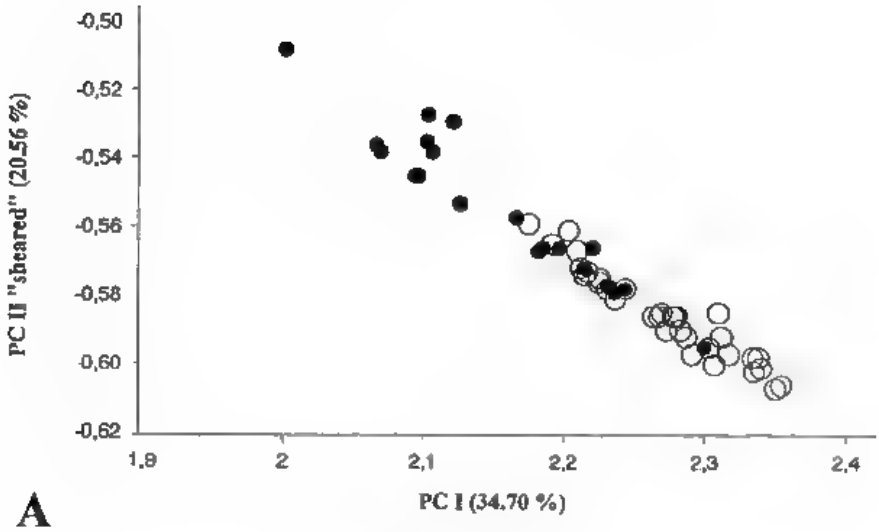


Fig. 9 Projection of individual scores resulting from the multiple discriminant function analysis for 18 morphometric characters of the combined geographic samples of morphotypes SSP and NSP in the space of the first with the second canonical axes. Some samples had to be combined in order to increase the number of specimens under study. Morphotype NSP: Indiaporã + Icem (closed circles) and Pirassununga (open squares), morphotype SSP: Botucatu + Pardinho + Itapeva (triangles), Paulinia + Campinas (open circles), Corumbataí (stars) and Pirassununga (closed squares). Note that the second axis, in which SVL had the largest contribution, partially discriminates the geographic samples of each morphotype and, in morphotype SSP, the discrimination follows exactly a latitudinal gradient throughout the "cerrado" corridor (fig. 6), also, the NSP sample from Pirassununga and SSP samples from Pirassununga and Corumbataí are morphologically very similar, supporting the hypothesis of interbreeding between the two morphotypes throughout the "cerrado" corridor.

between São Paulo samples with those from central Brazil. This hypothesis explains why all specimens examined or cited in the literature were from localities surrounding or inside the corridor.

The external morphology and morphometrics do not allow us to consider each morphotype as a different species. The coloration patterns vary among morphotypes mainly by degree, not kind. The dorsal head shape varies in kind, but is related to morphological variation throughout geographical gradients or allometric changes. A dorsal head shape pattern is in some cases intermediate between two standards, making it quite impossible to assign to a discrete class. Moreover, the presence of certain dorsal head shape patterns in areas not contiguous with other populations to where these are common may indicate that interbreeding exists. In a sample from Itapety, São Paulo (Serra da Mantiqueira), one

Source : MNHN, Paris



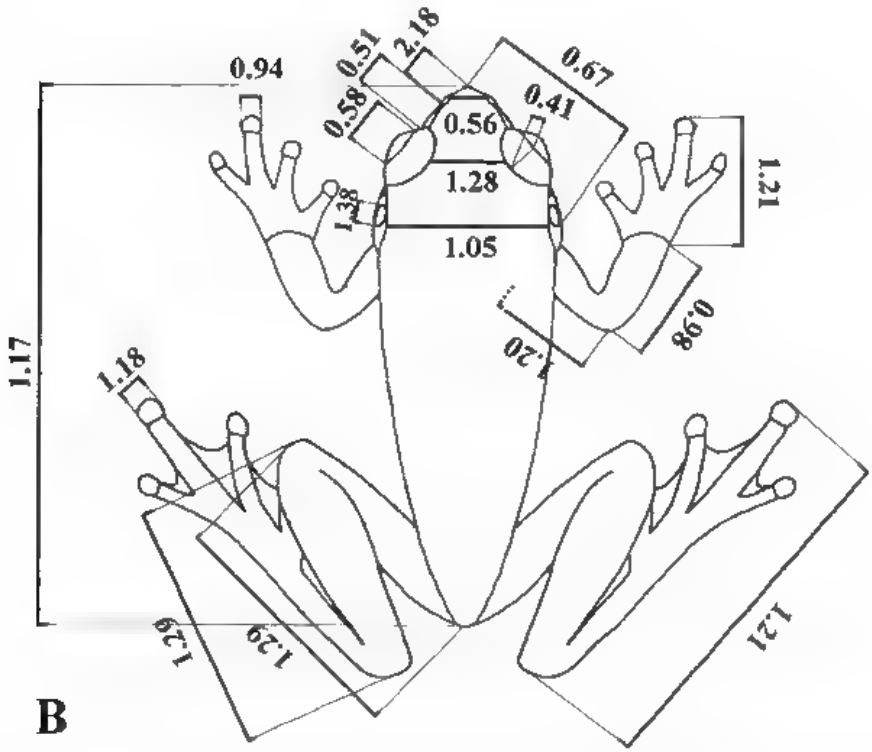


Fig. 10. (A) Projection of individual scores resulting from the principal component analysis, using the "shearing method" (HUMPHRIES et al., 1981), of 18 morphometric characters for the combined dorsal head shape patterns A8 + A9 (open circles) and A10 (closed circles) from Bela Vista, Mato Grosso do Sul (morphotype CBR1). (2) Allometric multivariate coefficients for the entire Bela Vista sample. A value lower than 1 indicates negative allometry, higher than 1, positive allometry, equal to 1, an isometric character.

Source : MNHN, Paris

specimen has dorsal head shape pattern A6, which is characteristic of morphotype CBR from central Brazil. One specimen from Rio Verde, Goias, has dorsal head shape pattern A3, otherwise only observed in morphotype SSP According to the "cerrado" corridor that joins the samples under study, the patterns for the morph from Goiás should be similar to that obtained from northeastern São Paulo (morphotype NSP) or from central Brazil (morphotype CBR), instead of a pattern from southern São Paulo.

Natural history. JIM (1980) stated that the specimens he identified as *Hyla rubicundula*, which we name *H. elianeae*, occupy upper parts of grass or herbaceous vegetation (0 5-1 0 m high), associated to permanent or temporary ponds formed by rainwater in open habitats. According to this author, the specimens from Bela Vista, Mato Grosso do Sul, occupy a different position in vegetation, but the same environment.

Distribution – *Hyla elianeae* occurs in the states of Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul and São Paulo (fig. 6). One specimen was recorded from Belo Horizonte, Minas Gerais. It also may occur in the chacoan region of Paraguay, which is contiguous with the Brazilian cerrado, as stated by FROST (1985) for *Hyla rubicundula*. These regions all belong to the Cerrado Domain (AB'SABER, 1977)

Etymology The name is a noun in the genitive case honoring Eliane DE FREITAS NAPOLI, the first author's wife

ADDITIONAL SPECIMENS EXAMINED

Hyla araguaya BRAZIL. GOIAS: Santa Rita do Araguaia (paratypes, MZUSP 66719-66721) MATO GROSSO. Alto Araguaia (holotype, MZUSP 66803, paratypes, MZUSP 66796-66802, 66804-66806; MNRJ 17240-17241)

Hyla cachimbo. BRAZIL PARÁ Cachimbo, Serra do Cachimbo (holotype, MZUSP 21912, paratypes, MZUSP 21910-21911, 21913-21918, 21920-21926; MNRJ 17298-17299)

Hyla cerradensis BRAZIL MATO GROSSO DO SUL Ribas do Rio Pardo (holotype, ZUEC 06733; paratypes, ZUEC 06734-06737; MNRJ 17293).

Hyla elianeae BRAZIL GOIÁS Rio Verde (MZUSP 33873) MATO GROSSO. Cáceres (MNRJ 17194-17199) MATO GROSSO DO SUL Bela Vista (MNRJ 17301), Estância Caiman (MZUSP 64955-64958) MINAS GERAIS Belo Horizonte (MNRJ 17213) SÃO PAULO Botucatu (MNRJ 17192-17193, 17203 17209, JJ 2425-2430, 2434-2445, MZUSP 3863), Campinas (MNRJ 20880); Corumbataí (CFBH 2081, 2083 2084), Icem, Cachoeira do Marimbondo (MNRJ 17156-17159, 17166, 17296, MZUSP 34648, DZSJRP 01324-01325, 02302-02307), Indiaporã (MNRJ 17160-17165), Itapeva (MZUSP 60862 60863), Jaguariuna (ZUEC 8166); Paulinia (CFBH 237-239, MNRJ 20877-20879), Pindamonhangaba (MNRJ 17200-17202), Pirassununga (MZUSP 2451-2452, 3023, 3028-3029, 3055, 3058, 3064, 3068, 3076, 9114-9115, 14434-14436, 14438-14443, 14445-14447, 34465-34469, 54423, MNRJ 1208), Sumaré (ZUEC 8385).

Source : MNHN, Paris

Hyla rubicundula. BRAZIL. BAHIA: Barreiras (MNRJ 0933-0940, 0946, 6145-6154); Jupaguá (MNRJ 0943-0944). MINAS GERAIS. Alfenas (MNRJ 17126-17134); Andrequicé (MNRJ 17110), Arinos (MZUSP 64500-64504); Barão de Cocais (MNRJ 17210-17212); Belo Horizonte (MNRJ 17214-17220, MZUSP 519, 34647); Buritis (MZUSP 64449-64452, 64455-64458, 64460-64464), Buritizeiro (MNRJ 17111-17116), Esmeraldas (ZUEC 4023); Jaboticatubas (MZUSP 57712-57713); Januária (MNRJ 0942); Lagoa Formosa (MNRJ 17123); Lagoa Santa (MNRJ 0947, 3081, 6155-6177, 13287, 17117-17121, 17124-17125; MZUSP 34012-34023; ZUEC 4150), Manga (MNRJ 0941), Pimenta (MNRJ 17319-17321); Pirapora (MNRJ 17101-17109); Uberlândia (MNRJ 17305-17308); Unaí (MZUSP 64386, 64389-64392, 64396; 64398-64402; MNRJ 17135); Vespasiano (MNRJ 17221-17223; MZUSP 12691-12693). GOIÁS. Aragarças (MZUSP 20983), Cavalcante (MZUSP 66543, 66570, 66574, 66576,); Cristalina (MZUSP 64522); Goiânia (MNRJ 17136-17155; 17300); Iaciara (MZUSP 66527-66528); Monte Alegre de Goiás (MZUSP 66403-66407, 66450, 66456), Nova Roma (MZUSP 66358-66360), Porangatu (MNRJ 17167-17168), Santa Rita do Araguaia (MZUSP 66650-66654); São Domingos (MZUSP 66597-66603); escarpa da Serra Dourada (ZUEC 7505). PIAUÍ: Uruçuí (MNRJ 17224).

Hyla anataliasiasi. – BRAZIL. MATO GROSSO: Posto Diauarum (MZUSP 49588-49617), Posto Leonardo (MZUSP 49339-49393)

Hyla tritaeniata BRAZIL. MATO GROSSO: São Vicente (paratypes, MNRJ 13986, 14205, WCAB 16220). MATO GROSSO DO SUL. Sonora (UFMT 2147-2150)

Hyla sp. aff *tritaeniata* BRAZIL. MATO GROSSO DO SUL Campo Grande (MNRJ 17235-17239); Costa Rica (DZSJRP 02836), Iguatemi (MZUSP 33807) MINAS GERAIS: Ribeirão São Pedro (MNRJ 17248-17251); São Roque de Minas (ZUEC 4349, 7174-7176); Unaí (MNRJ 17247) SÃO PAULO: Botucatu (JJ 1625-1629, 3685-3713); Brotas (CFBH 412-416); Itatinga (DZSJRP 1841-1843, 1845), Itapeva (MZUSP 60866), Pirajú (MNRJ 17225), Pirassununga (MNRJ 17242-17246, MZUSP 14450-14471, 30983-30984, 9100-9113), São Paulo (MZUSP 60924)

RESUMEN

Una nueva especie de *Hyla* del grupo de *H. rubicundula* es descrita de Bela Vista, Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil La nueva especie vive en los ambientes de los cerrados de las regiones central y sudeste de Brasil, poseendo tres formas geográficas principales, que se diferencian por sus formas y tamaños diferentes. Cada variación intra- y interpopulacional es caracterizada para determinar com precision los límites de la especie. La análisis fue basada en la morfologia externa y en la morfometría. La nueva *Hyla* es caracterizada por presentar mayor tamaño en su grupo, cuerpo robusto, limite lateral del dorso abajo del bordo inferior del timpano, dorso inmaculado y canthus rostralis redondeado.

Source : MNHN, Paris

Acknowledgements

We thank Helio R. da Silva, Ronaldo Fernandes, José P. Pombal Jr., W. Ronald Heyer and Erik R. Wild for helpful comments on the manuscript, Mauro Cavalcanti for aid in statistical procedures, Paulo Nascimento for the specimen illustration; Célio F. B. Haddad, Eugênio Izecksohn, Jorge Jim, Arif Cais, Adão J. Cardoso (in memoriam) and Paulo E. Vanzolini for allowing us to examine specimens under their care, Marcos Yamamoto for the donation of the specimens from Serra do Itapety. This study was supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Cientifico e Tecnologico (CNPq), Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) and Fundação Universitária José Bonifacio (FUJB) grants to the authors.

Literature cited

Ab'Saber, A. N., 1977. - Os domínios morfoclimaticos na América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia*, **52**: 1-23.

Bokermann, W. C. A., 1965. Três novos batráquios da região central de Mato Grosso, Brasil (Amphibia, Salientia). *Rev. brasil. Biol.*, **25** (3): 257-264.

----- 1972. Uma nova espécie de *Hyla* de Goiás, Brasil (Anura, Hylidae). *Rev. brasil. Biol.*, **32** (4): 593-594.

Frost, D. R. (ed.), 1985. - *Amphibian species of the world*. Lawrence, Allen Press & Assoc. Syst. Coll. [i-iv] + i-v + 1-732.

Humphries, J. M., Bookstein, F. F., Chernoff, B., Smith, G. R., Elder, R. L. & Poss, S. G., 1981. Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Syst. Zool.*, **30** (3): 291-308.

Jolicoeur, P., 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*, **19**: 497-499.

Jim, J., 1980. *Aspectos ecológicos dos anfíbios registrados na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura)*. Doctoral Thesis, São Paulo, Instituto de Biologia, Universidade de São Paulo: 1-332.

Marcus, L. F., 1990. Traditional morphometrics. In: F. J. Rohlf & F. L. Bookstein (ed.), *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*, Michigan, The University of Michigan Museum of Zoology, Special Publication Number 2: 77-122.

Myers, C. W. & Duellman, W. E., 1982. A new species of *Hyla* from Cerro Colorado, and other tree frog records and geographical notes from western Panama. *Am. Mus. Novit.*, **2752**: 1-32.

Napoli, M. F. & Caramaschi, U., 1998. Duas novas especies de *Hyla* Laurenti, 1768 do Brasil central afins de *H. tritaeniata* Bokermann, 1965 (Amphibia, Anura, Hylidae). *Bol. Mus. nac.*, (n.s.), **391**: 1-12.

---- 1999. - Geographic variation of *Hyla rubicundula* and *H. anataliasiasi*, with description of a new species (Anura, Hylidae). *Alytes*, **16** (3-4): 165-189.

Reinhardt, J. & Lütken, C. F., 1862. Bidrag til kandskab om brasiliens padder og krybdyr. *Vid. Medd. Naturh. Foren. Kjobenhaum*, **3** (10-15): 143-242.

Reis, S. F., Cruz, J. F. & Von Zuben, C. J., 1988. Analise multivariada da evolução craniana em roedores caviineos: convergência de trajetórias ontogeneticas. *Rev. brasil. Genet.*, **11** (3): 633-641.

Reis, S. F., Pessôa, L. M. & Strauss, R. E., 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. *Rev. brasil. Genet.*, **13** (3): 509-520.

Savage, J. M. & Heyer, W. R., 1967. Variation and distribution in the tree-frog genus *Phyllomedusa* in Costa Rica, Central America. *Beitr. neotrop. Fauna*, **5**: 111-131.

Sokal, R. R. & Rohlf, F. J., 1981. - *Biometry*. Second edition. New York, W. H. Freeman & Co.: 1-859.

Corresponding editor: Erik R. Wild

© ISSCA 2000

Source : MNHN, Paris

Corpúsculos sensoriales en papilas premetamórficas de larvas de *Pleurodema borellii* (Anura, Leptodactylidae)

Susana MANGIONE

Instituto de Morfología Animal, Fundación Miguel Lillo,
Miguel Lillo 251, San Miguel de Tucumán 4000, Tucumán, Argentina
E-mail: lmopty@tucbbs.com.ar

Chemoreceptor organs in the oral cavity of *Pleurodema borellii* were studied before metamorphosis using an optic microscope and a transmission electron microscope. These corpuscules are located in the epithelium of the tongue anlage papillae and infralabial papillae. They are conformed by three types of cells (taste, sustentacular and basal). The structure shows, at the apex of cells, microvilli and the rod-shaped apical pole of the taste cell. In the core of the papillae there are myelin and unmyelinated nerves.

INTRODUCCIÓN

La larva de *Pleurodema borellii* (Peracca, 1895) tiene cuatro papilas premetamórficas en hilera transversal sobre el esbozo lingual y cuatro papilas infralabiales sobre el cartílago infralabial (WASSERSUG & HEYER, 1988). Las papilas poseen protuberancias en su superficie, que en las del esbozo lingual se distribuyen en la mitad apical mientras que en las papilas sobre el cartílago suprarostral se distribuyen en toda la superficie. Las protuberancias confieren a las papilas infralabiales una "superficie rugosa" (WASSERSUG & HEYER, 1988). HAMMERMAN (1969) atribuyó a las papilas del esbozo lingual el rol de sensores del gusto en los renacuajos. SHIBA et al. (1980) realizaron estudios electrofisiológicos y de microscopio electrónico de barrido (SEM) en larva de *Rana catesbeiana* y describieron dos tipos de microvellosidades en el ápice de la papila del esbozo de la lengua. Los resultados electrofisiológicos indican una función similar a la de la línea lateral. En *Rana japonica*, NOMURA et al. (1979*a*), estudiaron con SEM la involución de la papila premetamórfica lingual y su reemplazo por la papila fungiforme en el adulto. Seguidamente, NOMURA et al. (1979*b*) estudiaron la papila premetamórfica con microscopio electrónico de transmisión (TEM) y SEM, haciendo descripción de tipos celulares y microvellosidades apicales. SHIBA et al. (1979) sugirieron que las estructuras de la porción posterior y anterior del piso de la boca en *Xenopus laevis* durante la metamorfosis son equivalentes a las papilas premetamórficas y a los esbozos de las linguales del adulto de *Rana*, respectivamente.

SBARBATI et al. (1988), DÜRING & ANDRES (1976), ROHLICH & PEVZNER (1982), TOYOSHIMA & SHIMAMURA (1982) y TOYOSHIMA (1989*a-b*) estudiaron la ultraestructura de

Source : MNHN, Paris

órganos quimiorreceptores en distintos vertebrados y observaron detalles que son significativamente constantes, implicando que su presencia está relacionada con las funciones gustativa, mecanorreceptiva, o con ambas.

Con el propósito de clarificar la función de los corpúsculos bucales y faríngeos del renacuajo de *P. borelli*, se realizó el análisis de su estructura. Para ello se establecieron similitudes citológicas e histomorfológicas con corpúsculos sensoriales descriptos en vertebrados y con las observaciones hechas en órganos similares de renacuajos de otras especies de anuros.

Materiales y métodos

Se procesaron con técnicas histologicas de rutina para microscopia óptica, larvas de *Pleurodema borelli* en los estadios 29 y 36 según Gosner (1960), del lote N° 05746 de la colección de herpetología de la Fundacion Miguel Lillo (FML). El fijador usado fue formol calcio de Baker (Pearse, 1960). Los preparados se colorearon con hematoxilina-eosina (H-E) y tricrómico de Gallego (Vivoli, 1969), como coloración especifica para células y fibras nerviosas se aplicó la técnica de Tionina según Ehrlich (Gurr, 1962), y la técnica del ácido periódico-reactivo de Schiff (PAS) (Pearse, 1960) para detectar celulas secretoras de mucinas. Los preparados están registrados con los números 1, 2, 3, 108 y 1037 en la histoteca del Instituto de Morfología Animal de la FML.

Para estudios de ultraestructura se disecaron y fijaron las papilas de renacuajos en el estadio 36 de Gosner (1960) en glutaraldehído 4 % bufferado en 0,1 M, buffer fosfato a pH 7,4 durante 3 horas. Posteriormente se refijaron en tetróxido de osmio 1 % con buffer fosfato durante 10 horas. Por 40 minutos se mantuvieron en una solucion de uranil acetato al 2 %. La deshidratacion se efectuó en una serie de etanol y acetona como intermediario para embeberlo en resina Spurr (Pelco Inc.). Los bloques se seccionaron en un ultramicrótomo Sorvall Porter Blum MT1. Las secciones gris plateada se tiñeron con uranil-acetato y llevadas a citrato. Los cortes se examinaron con un microscopio de transmision Zeiss EM 109.

Resultados

Papilas del esbozo lingual

Con microscopia optica, las papilas son proyecciones digitiformes que se implantan en el epitelio dorsal del esbozo lingual (fig. 1a). Están constituidas por un eje mesenquimatico donde la matriz extracelular posee escasas fibras y algunas celulas indiferenciadas de forma estrellada y núcleos claros. El eje contiene ademas un capilar sanguineo. En la zona de implante se observan fibras nerviosas (fig. 1b). El epitelio de las papilas aparentemente es biestratificado y constituido por celulas planas. En el epitelio del apice y zona media de la papila están localizadas las protuberancias o *corpúsculos* (fig. 1a).

Source : MNHN, Paris

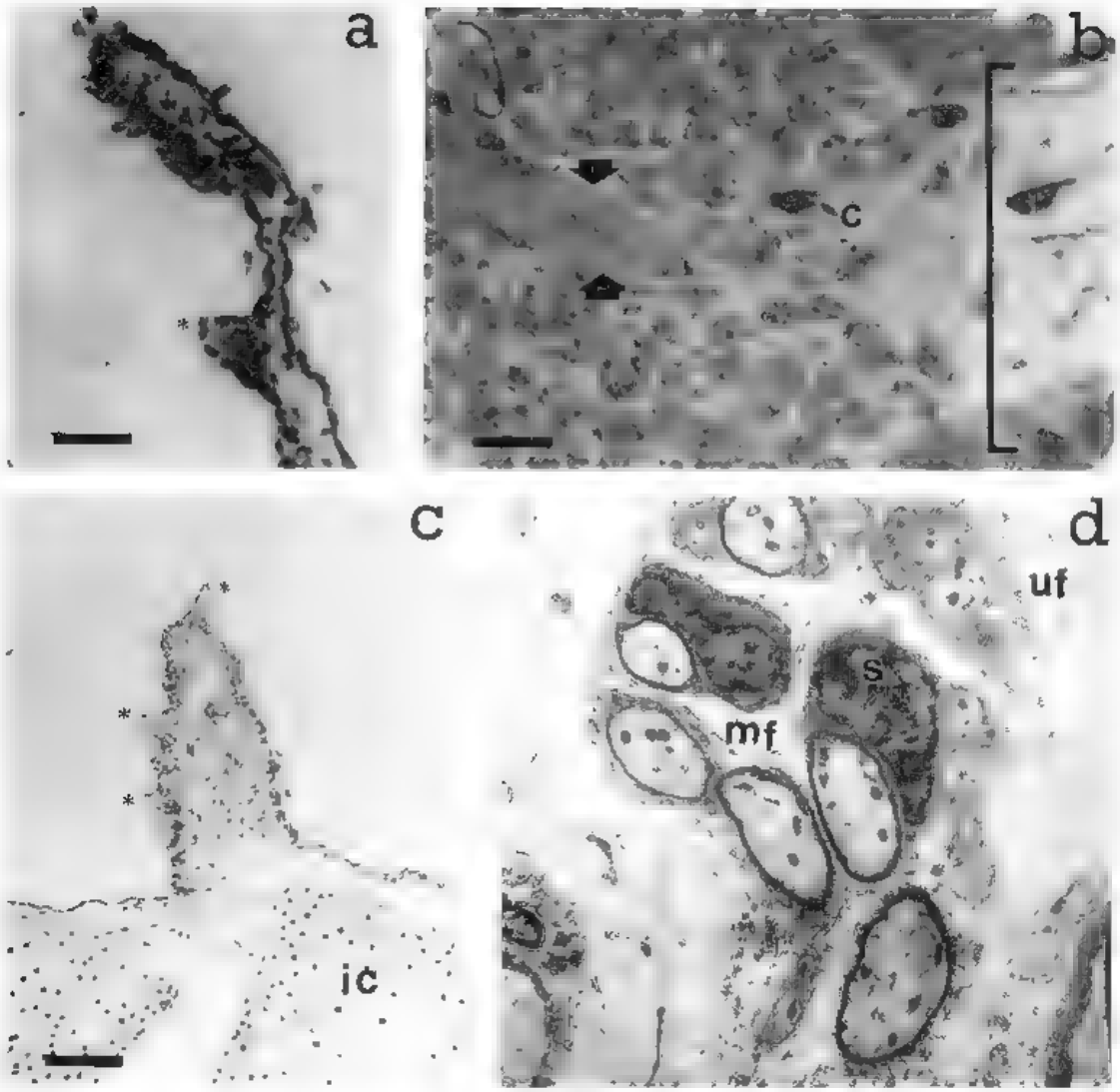


Fig 1 (a) Papila del esbozo lingual asterisco, corpusculo Tecnica de Gallego Magnificacion × 40 (b) Implante de papila sobre el esbozo lingual flechas, fibras nerviosas, c capilar Tecnica azul de toluidina Magnificacion × 1000 (c) Papila infralabial asterisco, corpusculos, ic, cartilago infrarostral Tecnica Tionina de Ehrlich Magnificacion × 25 (d) Ultramicroscopia en mesenquima de papila infralabial mf fibras mielinicas, s, celula de Schwann uf fibras amielinicas Magnificacion × 3400

Ultraestructuralmente, el epitelio es una bicapa de células cubicas bajas Las celulas superficiales poseen el citoplasma con mayor electrodensidad que las subyacentes y proyectan microvellosidades cortas, con tamaño y frecuencia constantes En relacion a estas se observa velo terminal Las celulas de ambos estratos emiten digitaciones, con desmosomas entre ellas

Source : MNHN, Paris

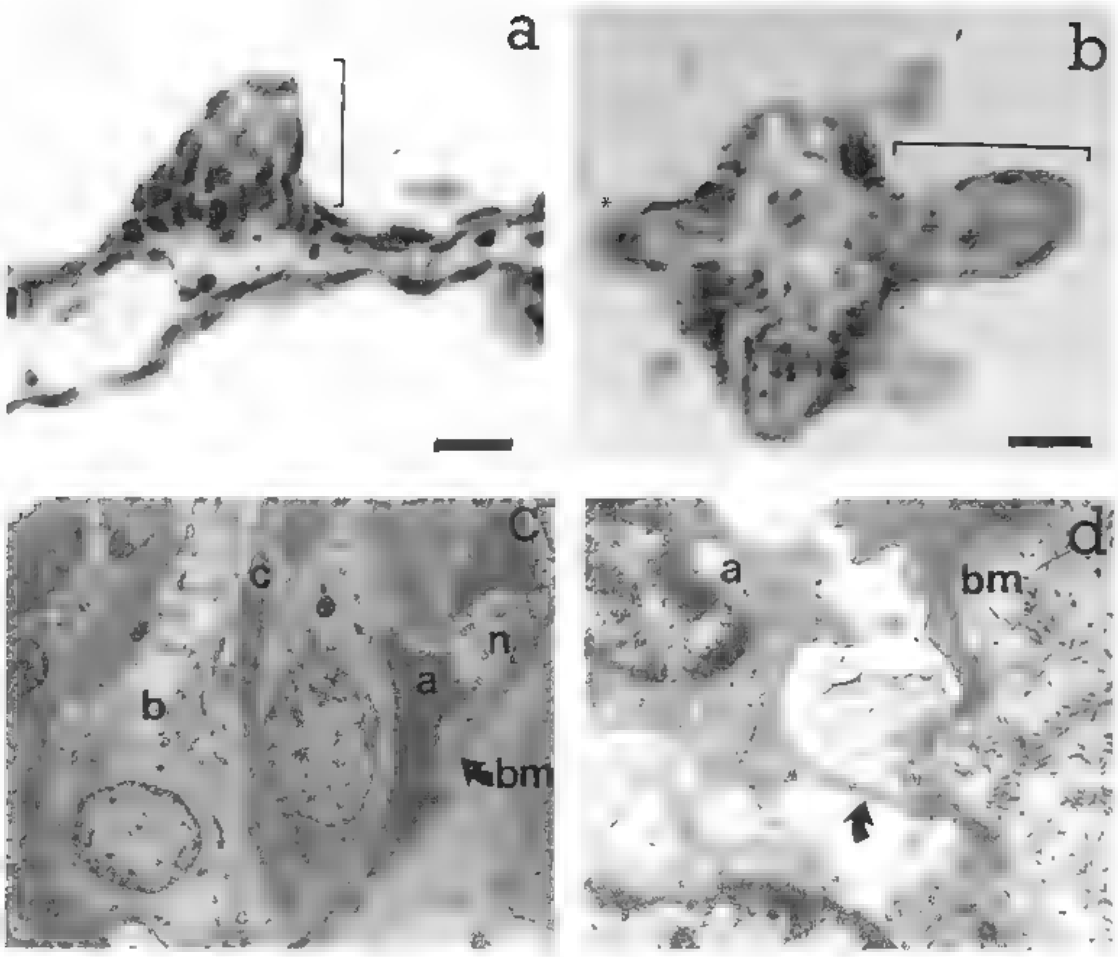


Fig. 2. — (a) Corpusculo en papila del esbozo lingual. Tecnica de Gallego. Magnificacion × 100. (b) Seccion transversal de papila infralabial con corpusculos. Tecnica Tionina de Ehrlich. Magnificacion × 100. (c) Ultraestructura basal del corpusculo: a, celula del tipo *a*; b, celula del tipo *b*; c, celula del tipo *c*; bm, membrana basal; n, terminal nerviosa. Magnificacion × 3400. (d) Ultraestructura de celula del tipo *a* con proyeccion digituforme (flecha): a, celula tipo *a*; bm, membrana basal. Magnificacion × 12800.

Papilas infralabiales

Las papilas infralabiales (fig. 1c) son mas robustas que las del esbozo de la lengua, asi mismo la densidad de las células por area es mayor. En el mesenquima del eje, la poblacion celular y los capilares sanguineos son numerosos. El epitelio se compone de 3 o 4 capas de células y aloja numerosos corpúsculos, algunos muy prominentes.

Lo relevante en la ultraestructura del eje papilar es la presencia de axones agrupados (fig. 1d). Esto no constituye un nervio en el sentido estricto ya que no se observa epineuro ni perineuro, solo un ligero aumento en la densidad de las fibras colagenas en torno al conjunto de elementos celulares. Las fibras nerviosas son mielinicas y amielinicas.

Source : MNHN, Paris

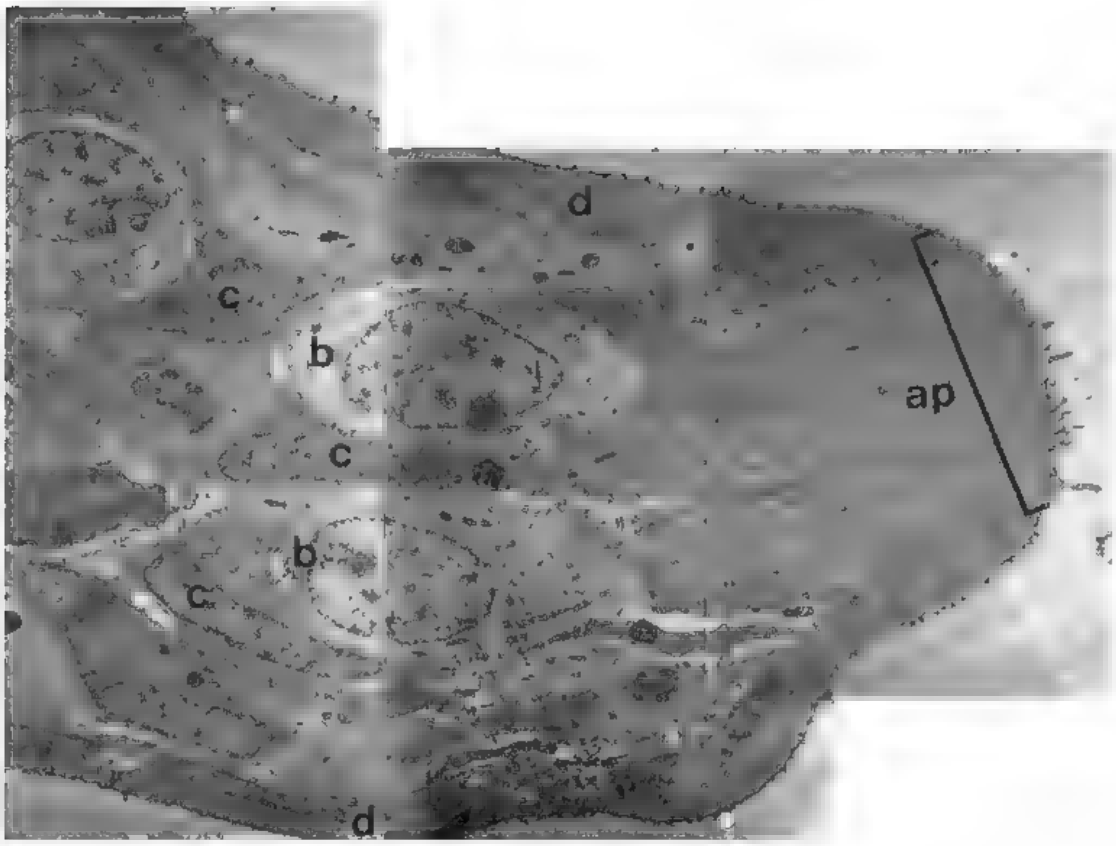


Fig. 3. – Ultraestructura del corpúsculo: ap, poro apical, b, células voluminosas del tipo *b;* c, celulas estrechas del tipo *c;* d, célula del epitelio de revestimiento. Magnificacion × 3400.

CORPÚSCULOS

La forma de los corpusculos es variable (fig. 2a-b), unos son similares a domos y otros digitiformes, estan enclavados y emergen del epitelio de las papilas premetamorficas, linguales e infralabiales. Con la coloración de H-E la mitad basal contiene núcleos estratificados que se pueden diferenciar en dos tipos: unos con basofilia intensa y elongados, y otros eucromaticos y esfericos. En el ápice solo se observa citoplasma acidofilo y filamentoso. Los corpúsculos se revisten de epitelio plano simple, en continuidad con el de la papila salvo el apice, de apariencia desnuda. Con tecnica de PAS algunas células dan reaccion positiva, asi se detecta un tipo celular de soporte con función secretora de mucus.

En la ultraestructura de los corpúsculos se observa que a partir de la lamina basal las celulas se disponen en abanico y se alternan tres tipos diferentes (fig. 2c, 3), designadas en este trabajo como tipos *a*, *b* y *c*. La celula del tipo *a*, siempre en posicion basal y en contacto con la lamina basal del corpusculo, tiene forma triangular, con la proporcion nucleo-citoplasma pequeña. El nucleo tiene muescas profundas y estrechas. Repetidamente se observa que esta celula emite prolongaciones digitiformes dirigidas a la lamina basal (fig. 2d). La celula del tipo

Source : MNHN, Paris

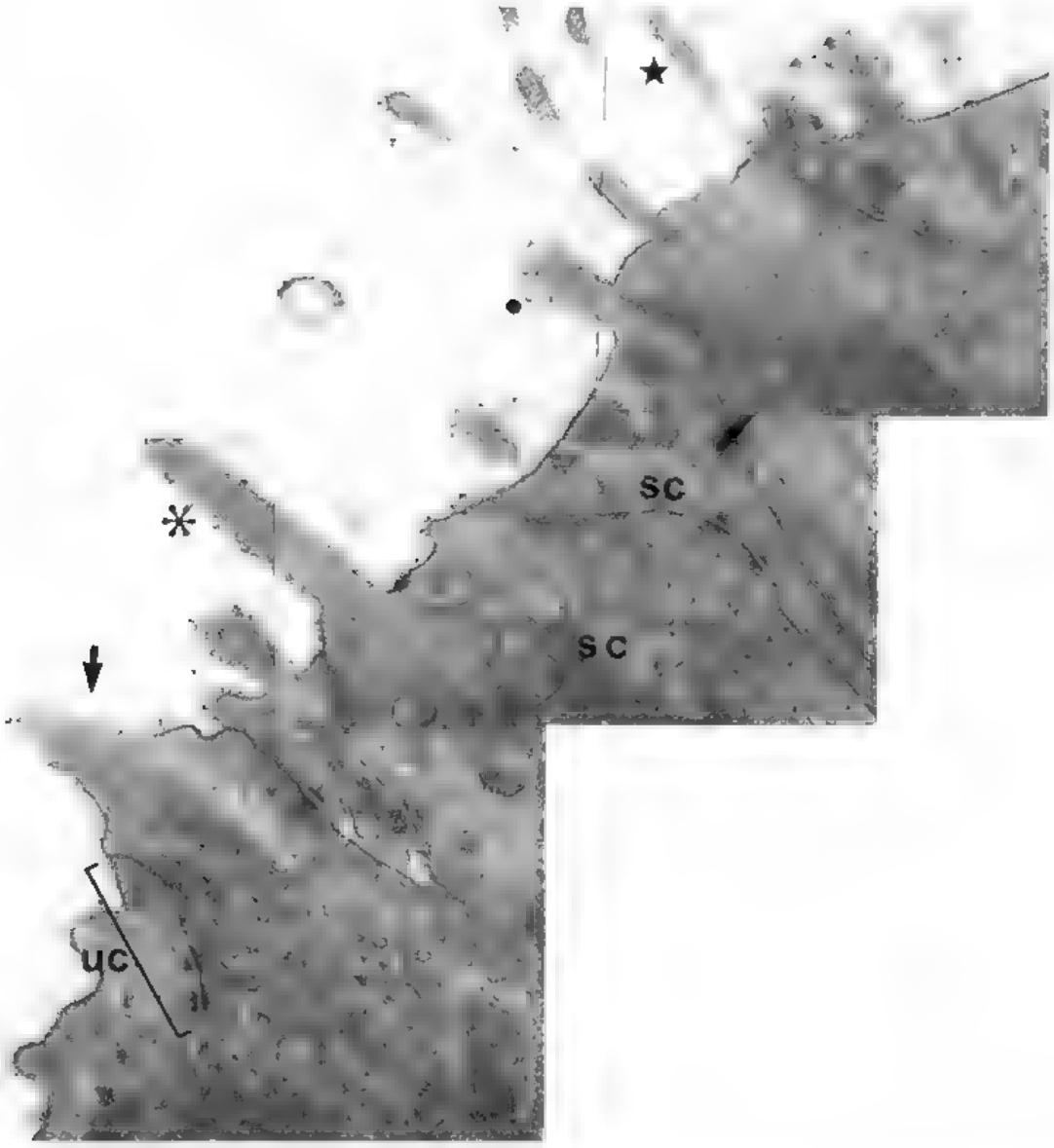


Fig. 4. Ultramicroscopia del poro apical: asterisco, microvellosidad gruesa larga; punto, microvellosidad gruesa corta; estrella, microvellosidad fina en manojo; flecha, proceso apical; sc, celula secretora; uc, complejos de union de membranas. Magnificacion × 22800

b (fig. 2c, 3) es mas voluminosa que la anterior, tiene forma ovoide, igual que el nucleo, que se ubica en el centro. La célula del tipo c (fig. 2c, 3) se identifica por ser muy estrecha y alargada, y esta comprimida entre las celulas del tipo b. La posicion del nucleo determina un proceso basal corto y otro apical mas largo. El apice del corpusculo (fig. 4) carece de cobertura epitelial determinandose un poro por el que asoman procesos distales de las celulas corpusculares, con diferentes tipos de microvellosidades. Las microvellosidades son finas y agrupadas en mano-

Source : MNHN, Paris

jos, o robustas y aisladas; estas últimas pueden ser cortas o largas. En el poro tambien se observa un proceso celular apical en forma de bastoncillo, con el eje ocupado por microfilamentos agrupados que se hunden en el citoplasma aproximadamente hasta la altura de los complejos de unión de membranas.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En cortes histológicos de cavidad bucal de renacuajos de *P borellii*, se infiere que las irregularidades observadas en papilas premetamórficas corresponden a corpúsculos sensoriales y no a simples bifurcaciones o a espesamientos epiteliales por aumento en el número de capas de células, y se repiten además en el techo y piso de cavidad bucal y faringe.

Las características histológicas más importantes observadas en los corpusculos son las siguientes: (1) diferenciación de un órgano netamente epitelial con participación de tres tipos celulares; (2) determinación de un poro apical, donde asoman microvellosidades y los procesos apicales de celulas posibles receptoras de estimulos químicos; (3) reacción histoquimica que detecta contenidos de mucinas, señalando un tipo de celula secretora y de soporte, (4) presencia de nervios mielinicos y amielinicos en las papilas premetamórficas.

La posibilidad de un órgano sensorial en la papila premetamorfica del primordio lingual fue propuesta por HAMMERMAN (1969) al considerar su presencia en los estadios tempranos del desarrollo del renacuajo de *R catesbeiana* hasta la aparición de las papilas fungiformes del adulto que cumplen función gustativa, pero no relaciona las estructuras que define como "ramificaciones similares a botones o excrecencias" y el sitio donde el organo sensorial estaria establecido en la papila del esbozo lingual La propuesta de HAMMERMAN (1969) es coherente con los estudios neuro-fisiologicos realizados por SHIBA et al (1980), quienes obtienieron impulso neural en el nervio glosofaringeo con la aplicacion de diferentes sustancias sobre el piso de la boca, también en larvas de *R catesbeiana*. Sin embargo, en *X laevis*, no resulta tan claro el reemplazo fisiológico de las estructuras larvarias con las adultas (SHIBA et al , 1979), esta especie desarrolla protuberancias tempranas en la región posterior del piso bucal, que son reemplazadas por otras del piso anterior de la boca, en estadios más avanzados.

Otro aspecto del estudio de SHIBA et al (1980) con SEM demuestra que en el ápice de las papilas premetamórficas linguales hay dos tipos de microvellosidades. Un estudio similar han realizado NOMURA et al (1979*a*) en *R japonica* y sus resultados coinciden, en alganos aspectos, con los obtenidos por HAMMERMAN (1969) y SHIBA et al (1980) Los resultados de NOMURA et al (1979*b*) en *R japonica* son similares a los de este trabajo con algunas diferencias observaron solamente nervios mielinicos, dos tipos de celulas y dos clases de microvellosidades, en referencia a las papilas linguales. Ningun autor menciono a los corpusculos como entidades fisiologicas independientes de las papilas premetamórficas linguales, que en *P borellii* se observan ademas en las papilas infralabiales y en el epitelio del piso y techo de la cavidad bucal y faringea del renacuajo.

En referencia a la ultraestructura, hay coincidencias entre los autores que trabajaron con organos quimiorreceptores en vertebrados (DURING & ANDRES, 1976, TOYOSHIMA 1989*a-b*, TOYOSHIMA & SHIMAMURA, 1982 1987 ROHLICH & PEYZNER, 1982, SBARBATI et al , 1988) y los resultados de este trabajo presencia de celulas sustentaculares o de soporte con microvel-

Source : MNHN, Paris

losidades y secretora de mucinas; células basales con proyecciones digitiformes, cuya función podría ser similar a la de la célula de Merkel, si bien para la mayoría de los autores su participación en la fisiología del órgano quimiorreceptor aun no resulta clara, y células receptoras que proyectan un proceso apical hacia el lumen.

Los filetes nerviosos en el eje de la papila infralabial y en la base de la papila del esbozo de la lengua estresan aún más la teoría de una función sensitiva de las estructuras estudiadas en el presente trabajo.

Resumen

Con metodología histológica óptica y con estudios de TEM se realizo un análisis de los corpusculos intraepiteliales observables en las papilas de la cavidad bucal de larvas de *Pleurodema borellii*. Los tipos celulares determinados, que se organizan dentro del corpúsculo en forma de abanico, la estratificación de núcleos, las características del apice de las mismas y detalles de ultraestructura, permiten inferir la probable función quimiorreceptora de dichos botones o corpúsculos.

Agradecimientos

A Esteban Lavilla por la lectura del original y sus oportunas observaciones. A la Fundacion Miguel Lillo por el aporte de fondos para la realización de este trabajo.

Literatura citada

During, M. & Andres, K. H., 1976. The ultrastructure of taste and touch receptors of the frog's taste organ. *Cell Tiss. Res.*, **165**: 185-198.

Gosner, K., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16**: 183-190.

Gurr, E., 1962. – *Staining. Practical and theoretical*. Baltimore: Williams & Wilkins Co. vii-xii + 1-631.

Hamerman, D. L., 1969. The frog tongue. I. General development and histogenesis of filiform papillae and mucous gland in *Rana catesbeiana*. *Acta Zool.*, **50**: 11-23.

Nomura, S., Shiba, Y., Muneoka, Y. & Kanno, Y., 1979*a*. Developmental changes of premetamorphic and fungiform papillae of the frog *Rana japonica* during metamorphosis: a scanning electron microscopy. *Hiroshima J. med. Sci.*, **28** (2): 79-86.

— — 1979*b*. A scanning and transmission electron microscope study of the premetamorphic papillae: possible chemoreceptive organs in the oral cavity of an anuran tadpole *Rana japonica*. *Arch. histol. jap.*, **42** (5): 507-516.

Pearse, A. G. E., 1960. – *Histoquímica. Teórica y aplicada*. Madrid, Aguilar: 1-599.

Rohlich, P. & Peyzner, R. A., 1982. The chemoreceptor surface of the taste organ in the frog *Rana esculenta*. *Cell Tissue Res.*, **224**: 409-420.

Sbarbati, A., Franceschini, F., Zancanaro, C., Cecchini, T., Ciaroni, S. & Osculati, F., 1988. The fine morphology of the basal cell in the frog's taste organ. *J. submicrosc. Cytol. Pathol.*, **20** (1): 73-79.

Source : MNHN, Paris

SHIBA, Y., SUMOMOGI, H., MUNEOKA, Y. & KANNO, Y., 1980. – Oral chemoreceptor organs of bullfrog tadpoles during metamorphosis. *Dev. Growth Differ.*, **22** (3): 209-217.

SHIBA, Y., SUMOMOGI, H., NOMURA, S., MUNEOKA, Y. &. KANNO, Y., 1979. – Structures of gustatory organs of *Xenopus laevis* during metamorphosis. *J. Hiroshima Univ. dent. Soc.*, **11**: 236-242.

TOYOSHIMA, K., 1989*a*. – Chemoreceptive and mechanoreceptive paraneurons in the tongue. *Arch. Histol. Cytol.*, **52**, (suppl.): 383-388.

------ 1989*b*. – Ultrastructure and immunohistochemistry of the basal cell in the taste buds of the loach, *Misgurnus anguilcaudatus*. *J. submicrosc. Cytol. Pathol.*, **21** (4): 771-774.

TOYOSHIMA, K. & SHIMAMURA, A., 1982. – Comparative study of ultrastructures of the lateral-line organs and palatal taste organs in the african clawed toad, *Xenopus laevis*. *Anat. Rec.*, **204**: 371-381.

----- 1987. – Monoamine-containing basal cells in the taste buds of the newt *Triturus pyrrhogaster*. *Arch. oral Biol.*, **32**: 619-621.

VIVOLI, F. A., 1969. – *Técnica micrografica*. Buenos Aires, Rosalo. 1-544.

WASSERSUG, R. J. & HEYER, W. R., 1988. – A survey of internal oral features of leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithsonian Contr. Zool.*, **457**: iii-iv + 1-99.

Corresponding editor: Erik R. WILD.

© ISSCA 2000

Source : MNHN, Paris

Alytes, 2000, **17** (3-4): 194-196. *Book review*

Rainettes africaines

Jean-Louis AMIET

48, rue des Soucheres,
26110 Nyons, France

Arne SCHIOTZ — ***Treefrogs of Africa*** Frankfurt am Main, Chimaira, 1999 1-352 760 fig ISBN 3 930612 24 0

Tous les batrachologues, et plus specialement ceux qu'interesse la faune africaine, doivent applaudir a la prouesse que vient de realiser notre collegue A SCHIOTZ la publication d'un ouvrage presentant *toutes* les rainettes du continent africain en 350 pages de format 17 × 24 et 760 figures, dont plus de 270 sont des photos en couleur! A priori, un tel objectif pouvait paraitre irrealisable en raison du grand nombre de taxons concernes 250 especes et sous-especes sont en effet traitees dans l'ouvrage. Confronte a un ensemble aussi diversifié, l'auteur aurait pu se limiter a un catalogue illustré Bien au contraire, le lecteur trouvera avec plaisir dans ce livre des descriptions courtes et allant à l'essentiel, de precieuses indications ethologiques, ecologiques et biogeographiques, des sonagrammes, des cartes de repartition, des descriptions des tetards, etc, et aussi, quand c'était necessaire, des commentaires critiques sur les cas litigieux ou insuffisamment connus.

Les Anoures sont probablement un des groupes zoologiques, voire *le* groupe, dont la systematique specifique gagne le plus a une connaissance prealable sur le terrain Leurs livrees presentent souvent sur le vivant des caracteres discriminants qui disparaissent ou s'attenuent en liquide conservateur Leur distribution spatio-temporelle et en particulier le choix des sites de reproduction peut differer de façon significative entre des especes morphologiquement semblables. Quant a leurs vocalisations, même si l'experimentation et l'analyse acoustique montrent que seuls quelques uns de leurs elements sont signifiants pour les partenaires potentiels, elles constituent pour le chercheur de terrain un incomparable moyen de discrimination specifique combien d'especes ont été decouvertes grâce a l'audition d'un "chant" inconnu?

Un des grands merites de l'ouvrage de SCHIOTZ est, justement, de nous faire bénéficier d'une experience du terrain enrichie au fil de nombreuses missions en Afrique Meme a travers la presentation necessairement condensee d'un pareil travail il n'est pas difficile grace aux nombreuses informations biologiques qu'il contient, d'imaginer les longues heures d'observation et d'ecoute dans les ambiances si diverses, mais presque toujours "magiques" qu'offre la nuit africaine Dans l'introduction de son ouvrage, SCHIOTZ decrit sa relation avec les rainettes comme une "love affair" mais on comprend aussi que celle-ci ne se serait pas developee si l'auteur n'avait été d'abord, un "land naturalist".

C'est cette qualité qui de toute evidence lui a permis de se tirer avec honneur de la pire epreuve a laquelle puisse être confronté l'autre batrachologue le traitement du genre *Hyperolius*. Ces petites rainettes constituent un veritable casse-tête illustrant a la fois les difficultés quasi inextricables de l'etude des specimens de collection et les avantages qu'apporte leur connaissance dans la nature Le genre comprend plus de 80 especes, qui offrent un echantillonnage des differents modes de variation morphologique probablement sans equivalent dans le reste du règne animal De nombreuses especes presentent plusieurs morphes, d'autres plusieurs phases, et l'on a même quelques-unes qui combinent morphes et phases! Chez certaines, le polyphasisme conduit a un dichromatisme sexuel de fait Bien entendu les *Hyperolius* n'echappent pas a la classique variation geographique mais certaines especes en repoussent les limites vers l'extreme dans le groupe *viridiflavus* SCHIOTZ retient 28 "formes" (geographiques) pour le sous-groupe *marmoratus* et 14 pour le sous-groupe *parallelus-marginatus*, chacune pouvant être plus ou moins variable ou presenter des morphes et de surcroit être reliee a d'autres formes par des populations a caracteres intermediaires. Pour completer ce tableau il faut preciser que comme d'autres rainettes, les *Hyperolius* ont des livrees d'urnes et nocturnes qui peuvent conduire a des aspects tres differents, que ce soit sur le vivant ou sur des specimens de collection!

Source : MNHN, Paris

La tâche de SCHIOTZ s'est trouvée encore compliquée par le traitement réservé au genre *Hyperolius* par ses prédécesseurs, et en particulier par AHL. Pur "zoologiste de cabinet", ce dernier ignorait tout de la variabilité des *Hyperolius* et a décrit de multiples "espèces" impossibles à reconnaître, embrouillant une situation déjà difficile. Un des "pères fondateurs" de la batrachologie africaine, LAURENT, beaucoup plus au courant des réalités hyperoliennes que AHL, a privilégié dans ses descriptions les paramètres morphométriques mais n'a guère fourni d'indications sur les couleurs in vivo et sur l'étho-écologie des espèces qu'il a nommées, ce qui ne facilite pas toujours leur reconnaissance.

La batrachologie africaine doit beaucoup à la photographie. En zone intertropicale, PERRET, dans son travail de 1966 sur les Amphibiens du Cameroun, a été le premier à donner systématiquement une photo de chacune des espèces qu'il avait pu voir en vie. En Afrique australe, il avait été précédé de peu par WAGER, dont le livre *The frogs of South Africa* (1965) faisait une place importante à la photographie en couleur. Dans les deux éditions du *South African frogs* de PASSMORE & CARRUTHERS (1979, 1995), l'illustration photographique va prendre délibérément le pas sur le texte et, grâce à de judicieuses photos de caractères diagnostiques, permettre à elle seule l'identification. Il faut bien voir que le développement de l'illustration en couleur n'est pas seulement un moyen de mettre en valeur ces animaux très photogéniques, et souvent coopératifs devant l'objectif, que sont les Anoures. C'est d'abord une technique qui peut beaucoup améliorer la connaissance des espèces, en fixant des caractères fugaces de la livrée et en permettant d'en préciser la variabilité. SCHIOTZ souligne cet aspect au début de son ouvrage: "I regard the colour photos as an important scientific tool in a group where live coloration is often used as a key systematical character." Il concrétise cette opinion en donnant, pour la plupart des espèces, au moins un cliché en couleur. A défaut, un fac-similé d'une figure illustrant la description originale, suppléé à l'absence de document photographique. L'abondance et la qualité de l'illustration seront sûrement appréciées par tous ceux qui, dans les savanes ou les forêts africaines, voudront identifier des ranettes.

La connaissance taxonomique des Amphibiens africains, malgré tous les progrès accomplis durant les dernières décennies, n'est évidemment pas aussi achevée que peut l'être, par exemple, celle des Oiseaux. Il y a sûrement encore des ranettes à découvrir. Quelques-unes sont connues mais pas encore décrites (et l'auteur de cette analyse se reproche d'avoir différé la description d'espèces qui auraient pu prendre place dans l'ouvrage de SCHIOTZ!). D'autres encore sont décrites mais pas reconnaissables. Mais c'est au niveau supra-spécifique et surtout supra-générique que subsistent les problèmes les plus nombreux et les plus difficiles. Cette situation a conduit l'auteur à faire des choix et à trouver des solutions qui dénotent un esprit à la fois pragmatique et didactique. En voici quelques exemples.

Plusieurs classifications des ranettes africaines ont été proposées mais aucune n'est entièrement satisfaisante, certaines conduisant parfois à des rapprochements (par exemple, *Opisthothylax* et *Kassina*) qui peuvent paraître surprenants même à un esprit préparé aux surprises de la phylogénie. Au lieu d'en discuter les avantages et les inconvénients et ensuite d'en choisir une (ou d'en proposer une nouvelle ?), qui de toute façon n'aurait pas satisfait tous les spécialistes, SCHIOTZ a tranché le nœud gordien en passant directement des familles aux genres, et en présentant ceux-ci par ordre alphabétique.

De même, dans des genres particulièrement touffus, comme *Afrixalus*, *Leptopelis* et *Hyperolius*, où les relations phylogénétiques des espèces n'apparaissent pas clairement, il n'a pas hésité à regrouper celles-ci à partir de critères biogéographiques, écologiques ou même comportementaux. Ainsi les différentes espèces de *Leptopelis* sont réparties en "West African forest species", "Central African forest species", "E. and S. African forest species" et "Savanna forms", elles-mêmes réparties en "ground-callers", "savanna screamers" et "savanna clackers". Cette méthode, au plan opérationnel, est au moins aussi efficace qu'une présentation phylogénétique: au moins, on y reviendra, pour le chercheur de terrain!

Dans la même perspective, on relèvera la brièveté des descriptions, qui retiennent surtout les caractères diagnostiques les plus facilement perceptibles. Cette concision est évidemment rendue possible par l'abondance et la qualité de l'illustration. De même, la synonymie et, de façon plus générale, l'appareil nomenclatural sont réduits au strict minimum.

Mais, il faut le souligner, l'auteur n'a jamais sacrifié l'essentiel, c'est-à-dire écarté des espèces au prétexte qu'elles seraient, par exemple, "rares" ou connues d'une seule localité: tous les taxons *connus* (ce qui n'est pas le cas pour diverses "espèces-fantômes" de AHL) y compris ceux qu'il n'a pas vus lui-même dans la nature, sont traités. De même, s'il évite d'entrer dans les subtilités des litiges nomenclaturaux, il ne se dérobe pas devant les vrais problèmes systématiques et en apprécie la clarté avec laquelle sont traités des cas difficiles comme ceux des *Kassina* proches de *senegalensis* ou le "complexe" d'*Afrixalus fulvovittatus*.

Il est clair que l'objectif de SCHIOTZ n'était pas de faire une *Faune* au sens traditionnel du terme. On pourra le regretter, voire lui reprocher, car sa profonde connaissance des ranettes africaines lui aurait permis de renouveler l'exploit de DUELLMAN avec son *Herpetofauna of Mexico*. Mais quel éditeur aurait été assez courageux (disons même inconscient) pour publier un ouvrage dont la plus grande spécialisation aurait sûrement augmenté le volume et probablement réduit l'audience? A défaut, avec une des ranettes d'Afrique dont la réalisation risque fort de rester du domaine de l'utopie, contentons-nous de disposer d'un

Source : MNHN, Paris

ouvrage qui est bien plus qu'un simple guide car, tout comme une faune, il traite de la totalité des espèces, donne des cartes de répartition et nous offre, en plus, une quantité de données biologiques de première main, ce qui n'est pas toujours le cas dans les faunes. Grâce à SCHIOTZ, nous avons maintenant une image actualisée du peuplement en rainettes de tout le continent africain. Il est probable que ce panorama, en montrant les zones d'ombre, relancera les recherches sur les Batraciens d'Afrique. On peut même espérer que, grâce à son illustration, à la clarté du texte et aux qualités didactiques de l'auteur, *Treefrogs of Africa* sera à l'origine de vocations batrachologiques.

Il reste que, écrit par un naturaliste de terrain, cet ouvrage s'adresse surtout à des naturalistes de terrain. Les chercheurs qui, dans les Musées, se trouvent confrontés à l'identification de petits cadavres décolorés et déformés ressentiront sûrement un sentiment de frustration en n'y trouvant pas, le plus souvent, les critères qu'ils utilisent habituellement. Eux aussi regretteront que SCHIOTZ n'ait pas produit une Faune, ce qui nous renvoie à l'argumentation développée plus haut. Il est à craindre que, pour diverses raisons, il faille admettre que deux approches distinctes coexistent en Batrachologie. Cette situation résulte peut-être, au moins en partie, de l'évolution des méthodes d'étude des Amphibiens dans les régions extra-européennes : à l'origine, les collections ont été faites par des non-spécialistes, explorateurs, militaires, missionnaires ou commerçants, puis sont venus des zoologistes plus ou moins spécialisés mais qui faisaient surtout appel à la main d'œuvre locale pour réunir leur matériel (souvent abondant, mais pauvre en informations "biologiques"), plus récemment sont entrés en action des chercheurs spécialement motivés par les Batraciens et n'hésitant pas à payer de leur personne pour voir et entendre, in situ, leurs sujets d'étude. *Treefrogs of Africa* le montre clairement : son auteur fait partie de cette génération.

Il est probable que beaucoup de ceux qui auront ce livre en mains se poseront la même question : comment un éditeur a-t-il pu prendre le risque de publier un ouvrage d'aussi belle présentation, richement illustré, imprimé sur papier couché et relié, portant sur un sujet aussi "pointu" que les rainettes africaines ? La réponse se trouve à la dernière page du livre : qui présente les publications des éditions Chimaira. La plupart s'adressent à des terrariophiles, et plus spécialement à des amateurs de Reptiles. Ceux-ci représentent un lectorat bien sûr plus important que les "purs" herpétologues ou batrachologues et il est probable que les bénéfices réalisés par les ouvrages destinés aux premiers ont permis la publication de ceux, plus spécialisés, destinés aux seconds. Il faut savoir gré aux éditions Chimaira d'avoir opté pour cette ligne éditoriale, qui nous vaut de disposer maintenant d'un ouvrage sur les rainettes africaines dont aucun batrachologue ne pourra se passer.

Corresponding editor: Annemarie OHLER.

© ISSCA 2000

Source : MNHN, Paris

Alytes, 2000, **17** (3-4): 197-198.

A further step towards the knowledge of the Oriental batrachofauna

Annemarie OHLER

Muséum national d'Histoire naturelle,
Laboratoire des Reptiles et Amphibiens,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

Djoko T ISKANDAR *The amphibians of Java and Bali* Research and Development Centre for Biology, Lipi, Field Guide Series, 1998: i-xx + 1-117, 26 colour plates. ISBN 979-579-014-5

This booklet is an interesting contribution to the knowledge of frogs of the Oriental region for two reasons This is in fact the first comprehensive work on this area since the book *The Amphibia of the Indo-Australian archipelago* published by P N VAN KAMPEN in 1923 Secondly its interest is increased by the fact that Java was the first country where frogs from this part of the world were studied by western scientists, both in the field and in the collections. Frogs of Java were sent by KUHL and VAN HASSELT BOIE, MACKLOT and others (see ADLER, 1989) to Leiden (Netherlands) and exchanged with Museums all over Europe As a consequence, many of the widely distributed species of South East Asia have their type locality in Java (Indonesia). For these reasons many scientists and amateurs were awaiting a revised guide of the species of this island

This book clearly is not only meant for the scientists specialized in the Oriental batrachofauna but also for the people working in the field and concerned about conservation matters It includes a chapter on the biology of amphibians, and an explanation of the classification adopted The author adopts the latest classifications proposed for the frogs of this region, accepting a family Megophryidae and the divisions of the Bufonidae and Ranidae in particular the restricted concept of the genus *Rana* as proposed by DUBOIS (1987 1992)

Two keys should help the reader to identify the adults and tadpoles of the amphibian species. The adult key helps to find the identification at the family or subfamily level (for certain monotypic families the species is indicated) The author also proposes figures presenting drawings of many of the species and showing their general body shape Such drawings can be very useful to help identification The key for the tadpoles allows identification at the species level and it is completed by drawings of the general morphology of the tadpoles and of their mouthparts.

In the systematic chapter, amphibians of two orders, including eight families, are presented giving for each of the 41 species the scientific name with its etymology the English name and the local name The type-localities and type-specimens are indicated A short description is followed by data on adult size, skin texture and colour The descriptive part is completed by a series of ecological information concerning reproduction habitat and diet The distribution is given indicating precise localities where the species has been found giving reference to collection specimens, and it is completed by data on the distribution outside Java and Bali Finally the author tries to cover synonymies and discusses related species. In this section are listed some of the little known related species A species of the genus *Kalophrynus* is described as new in this book Three of the listed species were introduced by man to Java

The book presents then a bibliography which does not claim to be complete a glossary explaining the technical terms used and a list of the scientific names of the amphibians of Java and Bali An index of the scientific names and of Indonesian and English names allows to find relevant information The book finishes with very useful colour photos of the species presented in the previous chapters They show the general aspect of the species and also some cases of colour variation within species, as for example *Rana tigerina* showing a blue colour variant

The book clearly displays some weaknesses concerning bibliography and treatment of synonymies. It does not give original references to names of the species mentioned, and does not indicate if names listed are

Source : MNHN, Paris

synonyms, different combinations or even other species which are close to the species at stake. This may seem to be a minor drawback, but it is important for information retrieval in bibliography, especially if the book is to be used by non-specialists. There are no references in relation to the taxonomy adopted by the author which would permit the reader to deepen its knowledge. Some of the synonymies proposed, as for *Bufo chlorogaster* Daudin, 1802 (see Dubois & Ohler, 1999), are not supported by any data. It would be very useful to join a map showing the localities mentioned, or to indicate coordinates for these localities.

This book is clearly a first step to a field guide of the amphibians of Java and Bali. As acknowledged by the author in the *Foreword*, the book should be completed concerning distribution data, but also concerning taxonomic information. This field-guide will nevertheless be a useful tool to advance our state of knowledge on the batrachofauna of this important subregion.

Literature cited

Adler, K., 1989. – Herpetologists of the past. *In* K. Adler (ed.), *Contributions to the history of herpetology*. Oxford (Ohio, USA), SSAR: 5-141.

Dubois, A., 1987. – Miscellanea taxinomica batrachologica (I). *Alytes*, **5**: 7-95.

– – 1992. – Notes sur la classification des Ranidae (Amphibiens, Anoures). *Bull. Soc. linn. Lyon*, **61** (10): 305-352.

Dubois, A. & Ohler, A., 1999. – Asian and Oriental toads of the *Bufo melanostictus*, *Bufo scaber* and *Bufo stejnegeri* groups (Amphibia, Anura): a list of available and valid names and redescription of some name-bearing types. *J. South Asian nat. Hist.*, **4** (2): 133-180.

Van Kampen, P. N., 1923. – *The Amphibia of the Indo-Australian archipelago*. Leiden: Brill. i-xii + 1-304.

© ISSCA 2000

Source : MNHN, Paris

Prize for best student paper in *Alytes*

In a previous issue of this journal (*Alytes*, 1996, **13**: 140), we announced the launching of a prize for the best paper published by a student in *Alytes*. We are glad to announce the first awarding of this prize, for papers published since then in *Alytes*. No paper published in volumes **14** and **15** of *Alytes* was proposed for this prize, but three student papers were proposed for volume **16**. Two of these papers came out as tied winners, and the ISSCA Board decided to offer the prize to the authors of both: for each of these two papers, ISSCA is glad to offer a complete collection of *Alytes* from volume **1** (1982) to volume **16** (1998-1999). The two prize-winning papers are (by alphabetical order of first author):

Anne M. Maglia. – The adult skeleton of *Spea multiplicata* and a comparison of the osteology of the pelobatid frogs. *Alytes*, 1999, **16** (3-4): 148-164.

Ana Eugenia Restrepo & Julio Mario Hoyos. – Musculatura de los miembros y de las cinturas en *Bolitoglossa adspersa* (Peters, 1863) (Urodela, Plethodontidae). *Alytes*, 1998, **16** (1-2): 25-49.

From now on, the prize is open again for competition. To be eligible for this prize, a paper should be authored by a student alone or by several students, but should not be a multi-author paper by student(s) and non-student(s). Studentship should be attested by an administrative document or by a letter from the student's professor or supervisor. Candidacy to this prize should be indicated by the student when returning the corrected proofs of her/his accepted paper to the chief-editor of *Alytes*. The choice of the winning paper will be made by the ISSCA Board.

© ISSCA 2000

Source : MNHN, Paris

Dumerilia 4 (2)

This new issue of the journal published at the *Laboratoire des Reptiles et Amphibiens du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris* by the Association "AALRAM" will appear in June 2000.

The aim of ***Dumerilia*** is to publish the results of original researches dealing with all aspects of the study of Amphibia and Reptilia, from biology to zoogeography, including systematics, evolution, conservation, or even pure nomenclatural problems.

We must here stress upon the uniqueness of the editorial policy of this journal. The comments of the referees are distributed in two categories: *objective* criticisms, pointing to factual mistakes in the manuscript (incomplete or erroneous bibliographic information, methodological errors, obscure writing, etc.); and *subjective* criticisms, the referee expressing an opinion different from or complementary to the author's one regarding the interpretation of certain facts.

Objective criticisms are transmitted to the author who is asked to correct the manuscript in order to solve the problem. For lack of correction, the paper cannot be acceptable for publication in ***Dumerilia***.

As concerns *subjective* criticisms, we introduced in ***Dumerilia*** a novelty: in case of acceptance of the paper, these remarks are published, signed by their authors, in an appendix after the paper. The publication, with the consent of their authors who will thus assume their paternity, of these comments, offers a new possibility for specialists consulted for reviews to express their opinion, and is also a way to thank them for their collaboration.

Moreover, the publication of these additional remarks, which may in some cases be in complete disagreement with the opinion of the author of the paper, allows to pinpoint the most tricky or contentious questions and to stress the character still provisional of some data, analyses or interpretations.

This second part of vol. 4 of ***Dumerilia*** includes the following papers:

Alain DUBOIS.
Synonymies and related lists in zoology: general proposals, with examples in herpetology.
..... 33-98.

Olivier S. G. PAUWELS, Patrick DAVID, Paul F. A. MADERSON, Walter DERECK & Christian KUMPS.
Dorsal scale microstructure of *Xenopeltis unicolor* (Serpentes, Xenopeltidae): description and position among the ophidian microdermatoglyphic patterns.
..... 99-112.

Hussam ZAHER & Ulisses CARAMASCHI.
Synonymisation of *Oxyrhopus venezuelanus* Shreve, 1947, with *Oxyrhopus doliatus* Duméril, Bibron & Duméril, 1854, and revalidation of *Oxyrhopus erdisii* (Barbour, 1913) (Serpentes, Colubridae).
..... 113-122.

Olivier S. G. PAUWELS, Ong-Arj LAOHAWAT, Patrick DAVID, Roger BOUR, Pongchai DANGSEE, Chate PUANGJIT & Chucheep CHIMSUNCHART.
Herpetological investigations in Phang-Nga Province, southern Peninsular Thailand, with a list of reptile species and notes on their biology.
..... 123-154.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

ALYTES

International Journal of Batrachology
published by ISSCA

EDITORIAL BOARD

Chief Editor: Alain DUBOIS (Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France).
Deputy Editor: Thierry LODÉ (Laboratoire d'Ecologie animale, Université d'Angers, 2 boulevard Lavoisier, 49045 Angers Cedex, France);
Editorial Board: Jean-Louis ALBARET (Paris, France); Franco ANDREONE (Torino, Italy); Lauren E. BROWN (Normal, USA); Janalee P. CALDWELL (Norman, USA); Ulisses CARAMASCHI (Rio de Janeiro, Brazil); Günter GOLLMANN (Wien, Austria); Heinz GRILLITSCH (Wien, Austria); Tim HALLIDAY (Milton Keynes, United Kingdom); W. Ronald HEYER (Washington, USA); Esteban O. LAVILLA (Tucumán, Argentina); Karen R. LIPS (Canton, USA); Masafumi MATSUI (Kyoto, Japan); Alain PAGANO (Angers, France) ; John C. POYNTON (London, England) ; Miguel VENCES (Paris, France).
Technical Editorial Team (Paris, France): Alain DUBOIS (texts); Roger BOUR (tables); Annemarie OHLER (figures).
Book Review Editor: Annemarie OHLER (Paris, France).

SHORT GUIDE FOR AUTHORS

(for more detailed *Instructions to Authors*, see *Alytes*, 1997, **14**: 175-200)

Alytes publishes original papers in English, French or Spanish, in any discipline dealing with amphibians. Beside articles and notes reporting results of original research, consideration is given for publication to synthetic review articles, book reviews, comments and replies, and to papers based upon original high quality illustrations (such as colour or black and white photographs), showing beautiful or rare species, interesting behaviours, etc.

The title should be followed by the name(s) and address(es) of the author(s). The text should be typewritten or printed double-spaced on one side of the paper. The manuscript should be organized as follows: English abstract, introduction, material and methods, results, discussion, conclusion, French or Spanish abstract, acknowledgements, literature cited, appendix.

Figures and tables should be mentioned in the text as follows: fig. 4 or tab. 4. Figures should not exceed 16 × 24 cm. The size of the lettering should ensure its legibility after reduction. The legends of figures and tables should be assembled on a separate sheet. Each figure should be numbered using a pencil.

References in the text are to be written in capital letters (BOURRET, 1942; GRAF & POLLS PELAZ, 1989; INGER et al., 1974). References in the *Literature Cited* section should be presented as follows:

BOURRET, R., 1942. – *Les batraciens de l'Indochine*. Hanoi, Institut Océanographique de l'Indochine: i-x + 1-547, pl. 1-4.

GRAF, J.-D. & POLLS PELAZ, M., 1989. – Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex. *In*: R. M. DAWLEY & J. P. BOGART (ed.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, Albany, The New York State Museum: 289-302.

INGER, R. F., VORIS, H. K. & VORIS, H. H., 1974. – Genetic variation and population ecology of some Southeast Asian frogs of the genera *Bufo* and *Rana*. *Biochem. Genet.*, **12**: 121-145.

Manuscripts should be submitted **in triplicate** either to Alain DUBOIS (address above) if dealing with amphibian morphology, systematics, biogeography, evolution, genetics, anomalies, pathology or developmental biology, or to Thierry LODÉ (address above) if dealing with amphibian population genetics, ecology, ethology, life history, conservation biology or declining populations. Acceptance for publication will be decided by the editors following review by at least two referees.

If possible, after acceptance, a copy of the final manuscript on a floppy disk (3 ½ or 5 ¼) should be sent to the Chief Editor. We welcome the following formats of text processing: (1) preferably, MS Word (1.1 to 6.0, DOS or Windows), WordPerfect (4.1 to 5.1, DOS or Windows) or WordStar (3.3 to 7.0); (2) less preferably, formated DOS (ASCII) or DOS-formated MS Word for the Macintosh (on a 3 ½ high density 1.44 Mo floppy disk only).

Page charges are requested only from authors having institutional support for this purpose. The publication of colour photographs is charged. For each published paper, 25 free reprints are offered by ISSCA to the author(s). Additional reprints may be purchased.

Publish with the support of AALRAM
(Association des Amis du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France).

Directeur de la Publication: Alain DUBOIS.

Numéro de Commission Paritaire: 64851.

© ISSCA 2000

Source : MNHN, Paris

Alytes, 2000, **17** (3-4): 101-200.

Contents

Lauren E. Brown & Eduardo G. Crespo
Burrowing behavior of the midwife toads *Alytes cisternasii* and *Alytes obstetricans* (Anura, Discoglossidae) 101-113

Thomas Bille
Dietary patterns of *Pseudoeurycea leprosa* (Caudata, Plethodontidae) from Río Frío, Mexico 114-124

Jean-Louis Amiet
Les *Alexteroon* du Cameroun (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) 125-164

Marcelo Felgueiras Napoli & Ulisses Caramaschi
Description and variation of a new Brazilian species of the *Hyla rubicundula* group (Anura, Hylidae) 165-184

Susana Mangione
Corpúsculos sensoriales en papilas premetamórficas de larvas de *Pleurodema borellii* (Anura, Leptodactylidae) 185-193

Book reviews

Jean-Louis Amiet
Rainettes africaines 194-196

Annemarie Ohler
A further step towards the knowledge of the Oriental batrachofauna .. 197-198

Announcements

Prize for best student paper in *Alytes* 199

Dumerilia 4 (2) 200

Alytes is printed on acid-free paper.

Alytes is indexed in *Biosis*, *Cambridge Scientific Abstracts*, *Current Awareness in Biological Sciences*, *Pascal*, *Referativny Zhurnal* and *The Zoological Record*.

Imprimerie F. Paillart, Abbeville, France.
Dépôt légal: 2e trimestre 2000.

© ISSCA 2000

Source : MNHN, Paris